ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 12 1990 N° 1

Janvier-Mars 1990

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur Ph. TAQUET

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. GINSBURG.
Rédactrice : P. DUPÉRIER.
Comité scientifique : J. AUBOUIN (Paris), R. G. C. BATHURST (Liverpool), W. H. BERGER (La Jolla), Y. COPPENS (Paris), B. COX (Londres), D. S. CRONAN (Londres), J. FABRIÈS (Paris), H. DE LUMLEY (Paris), W. R. RIEDEL (La Jolla).
Un Comité de lecture examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
- pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

E.-A. Perseil. — La lithiophorite riche en éléments de transition : origine et évolution minéralogique 3

The rich in transition metals lithiophorite. The origine and mineralogical evolution.

F. Debrenne, J. Lafuste et A. Zhuravlev. — Coralomorphes et spongiomorphes à l'aube du Cambrien 17

Early Cambrian coralomorphs and spongiomorphs.

B. Walter. — Le plus ancien Radioporidae (Bryozoa, Cyclostomata) : *Tholopora neocomiensis* (Canu & Bassler) du Néocomien du Jura 41

The oldest Radioporidae (Bryozoa, Cyclostomata) : Tholopora neocomiensis *(Canu & Bassler) from the Neocomian of the Jura.*

H. Lelièvre, D. Goujet et A. Henn. — Un nouveau spécimen d'*Holonema radiatum* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien moyen de la région d'Oviedo, Espagne. 53

A new specimen of Holonema radiatum *(Placodermi, Arthrodira) from the Middle Devonian of the Oviedo area, Spain.*

D. Sigogneau-Russell. — Reconnaissance formelle d'une nouvelle espèce d'*Haramiya* dans l'hypodigme français des Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) 85

Formal recognition of a new species of Haramiya *in the French hypodigm of Haramiyidae (Mammalia, Allotheria).*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 1 : 3-16.

La lithiophorite riche en éléments de transition : origine et évolution minéralogique

par Elena-Adriana PERSEIL

Résumé. — La lithiophorite est présente dans trois types de concentrations : concentrations manganésifères de la zone d'oxydation des gisements d'Afrique de l'Ouest et du Brésil; concentrations manganésifères de la couverture d'altération de la Nouvelle-Calédonie; concentrations manganésifères dans le remplissage karstique des massifs nord-pyrénéens et les Pyrénées audoises. Qu'elle apparaisse dans l'un ou l'autre de ces types de concentrations, la lithiophorite est susceptible de renfermer dans sa structure des éléments de transition, dont la teneur est souvent supérieure à celle des constituants des nodules polymétalliques. Cette teneur ne conditionne toutefois pas la stabilité de la lithiophorite. L'évolution minéralogique de la lithiophorite, qu'elle soit riche ou pauvre en éléments de transition, aboutit au MnO_2-pyrolusite, nsutite ou cryptomélane. Lorsque cette évolution est complète, le minerai ne présente plus aucune trace de lithiophorite. Cette étude vise à une connaissance plus approfondie de la minéralogie du minerai de manganèse et de la signification des associations intimes comme celle de la lithiophorite-cryptomélane; lithiophorite-nsutite.

Mots-clés. — La lithiophorite, concentrations manganésifères, éléments de transition, évolution minéralogique

Abstract. — Lithiophorite occurs in three types of concentrations : manganese concentrations of the oxide zone of West Africa and Brazil ore deposits; manganese concentrations of the weathering zone of New Caledonia; manganese concentrations of the karstic filling of north-Pyrenean massives and of the Audois Pyrenees. In all these types of concentrations, lithiophorite may enclose in its structure transition metals of which the content is often more important than the one in the component elements of manganese nodules. However, this content does not condition lithiophorite stability. Rich or poor in transition metals, lithiophorite mineralogical evolution leads to MnO_2-pyrolusite, nsutite or cryptomelane. When this evolution is total, there is no more lithiophorite trace in the ore. This study aims at a more thorough knowledge of the manganese ore mineralogy and of the meaning of mineral associations like lithiophorite-cryptomelane; lithiophorite-nsutite.

Key words. — Lithiophorite, manganese concentrations, transition metals, mineralogical evolution.

E. A. PERSEIL, *Laboratoire de Minéralogie du Muséum national d'Histoire naturelle, URA 736, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

INTRODUCTION

La lithiophorite (Li $Mn_3Al_2O_9 3H_2O$), qui est un phyllomanganate à 10 Å, partage avec la todorokite (Ca, Na, K) $(Mg,Mn^{2+})Mn_5O_{12}.X\ H_2O$, la caractéristique de renfermer dans sa structure des éléments de transition (Co^{2+}, $Cu^{2+}Ni^{2+}$ et Zn^{2+}). WADSLEY (1952) propose une formule réduite de la lithiophorite (Al, Li) $MnO_2(OH)_2$ mais elle ne rend pas compte de l'excès en H_2O de cette phase.

La todorokite, qui est un tectomanganate, est parfois assez riche en Cu^{2+} et Ni^{2+} dans certains nodules polymétalliques (PERSEIL & JEHANNO, 1981); ces éléments s'installent essentiellement dans les sites M_2 (BURNS & BURNS, 1979) et ils renforcent la stabilité de cet oxyde dans le milieu de formation des nodules (GIOVANOLI & BRÜTSCH, 1979). La teneur de la somme en éléments de transition peut atteindre 8 % — « in a psilomane-type structure » (BURNS & BURNS, 1979), alors que les teneurs les plus fortes signalées dans les nodules sont encore inférieures à ce seuil. La todorokite peut aussi être dépourvue d'éléments de transition dans les gisements terrestres (PERSEIL, 1966). Le cobalt est assez rarement associé à la présence de la todorokite dans les nodules polymétalliques; cet élément est par contre étroitement associé à la phase manganésifère faiblement cristallisée et aux oxydes de fer (LECLAIRE & PERSEIL, 1979).

La lithiophorite, phyllomanganate à 10 Å, peut renfermer du Co^{2+}, du Cu^{2+}, du Ni^{2+} ou du Zn^{2+}, soit dans les sites M_2 des couches octaédriques, soit à la place du Li^{+}. Dans la lithiophorite de synthèse, la teneur en cobalt et nickel peut être supérieure à 10 % (GIOVANOLI & PERSEIL, 1985). La synthèse de la lithiophorite a été effectuée à partir de constituants proches de ceux des nodules polymétalliques (WADSLEY, 1950; GIOVANOLI & PERSEIL, 1985) et toujours par altération hydrothermale.

Dans les gisements terrestres, la lithiophorite est courante :

— en faciès résiduel, dans *la zone d'oxydation des grands gisements d'Afrique de l'Ouest* (PERSEIL & GRANDIN, 1978, 1985) et *du Brésil* (PERSEIL, 1986);

— en faciès résiduel, dans *la couverture d'altération et de pédogenèse de la Nouvelle-Calédonie* (ROUTHIER, 1953; LATHAM, 1986);

— en faciès résiduel, *dans le remplissage des karsts* (PERSEIL, 1968; PERSEIL *et al.*, 1989).

C'est à partir des observations et données relatives à ces trois types de concentrations — comparées aux données déjà connues fournies par les travaux de synthèse — que nous allons essayer de mieux cerner l'origine des lithiophorites riches en éléments de transition ainsi que leur évolution minéralogique.

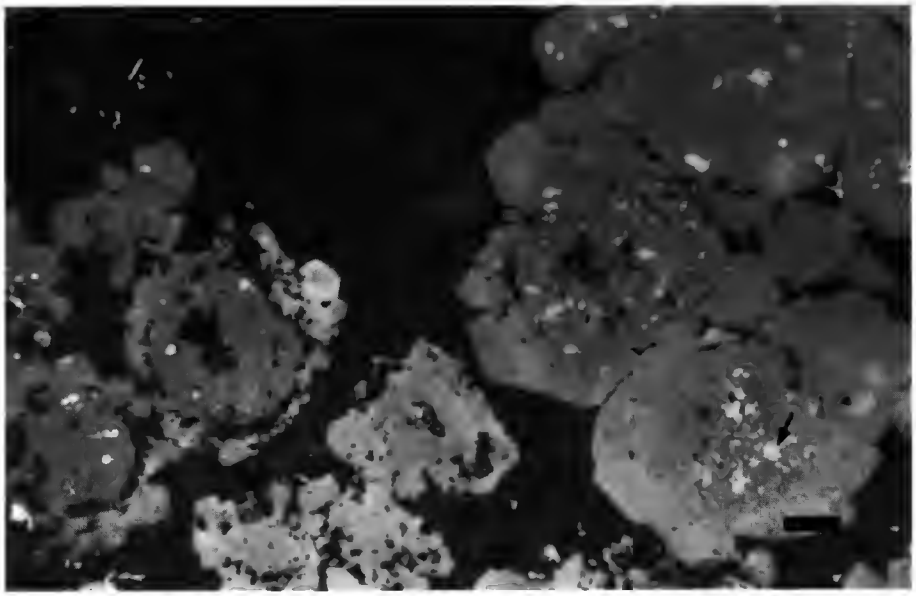
LA ZONE D'OXYDATION DES GRANDS GISEMENTS D'AFRIQUE DE L'OUEST (MOKTA ET BORUMBA EN CÔTE D'IVOIRE, TAMBAO AU BURKINA-FASO ET NSUTA AU GHANA) ET DU BRÉSIL (SERRA DO NAVIO)

Les protores de ces grands gisements sont constitués de petits grenats (dont le diamètre peut varier entre quelques microns et quelques millimètres) dans une gangue de quartz finement grenue pouvant contenir une proportion variable de séricite (PERSEIL & GRANDIN, 1985; PERSEIL, 1986). La teneur en spessartite des grenats se maintient entre 70 et 90 %. De fines inclusions de sulfures (1 à 5 μm) sont observées dans certains grenats; quelquefois ces sulfures prennent l'aspect d'un fin nuage à l'intérieur des plages de grenats (fig. 1).

L'hydrolyse des grenats par une altération centrifuge (fig. 2, a et b) ou centripète (fig. 2, c) aboutit à une perte progressive du Mn^{2+}, du Fe^{2+} et du Ca, et à un enrichissement en silice et

alumine. L'apport de manganèse en solution provoque dans les produits isotropes silico-alumineux (résiduels) des néoformations de lithiophorite (fig. 2 a, b, c); cette transformation comme le départ de la silice sont progressifs.

L'amélioration de la cristallinité du produit de néoformation est graduelle; parallèlement à cette évolution, on observe l'apparition dans la masse grise de lithiophorite des îlots plus réfléchissants de cryptomélane. La lithiophorite qui relève de ce processus renferme des teneurs en éléments de transition assez faibles (PERSEIL & GRANDIN, 1985).



FIG, 1. — Inclusions de sulfures dans les grenats. Lumière naturelle réfléchie. Le tiret = 20 μm.

Le lessivage des grenats s'est produit aussi bien sur des individus « sains » que sur des grenats hydrolysés. On constate généralement, lors de l'analyse ponctuelle, une diminution considérable de la teneur en silice qui se répercute évidemment sur le rapport SiO_2/Al_2O_3 (très faible dans le cas des grenats lessivés).

Le lessivage progressif et assez intense peut aboutir à un faciès alvéolaire. Si ce faciès subit un apport en manganèse, on constate alors la formation de la lithiophorite en association étroite avec la cryptomélane (fig. 3). La lithiophorite issue de ce processus renferme toujours d'importantes teneurs en éléments de transition (Co, Cu, Ni, Zn, tabl. I).

Nous avons déjà signalé la présence fréquente d'inclusions de sulfures (fig. 1) dans les grenats sains. Les sulfures sont représentés le plus souvent par de la pyrrhotite avec des inclusions de pentlandite. L'analyse ponctuelle à la microsonde révèle des teneurs en nickel dépassant 3 % dans la pyrrhotite, alors que les inclusions de pentlandite renferment des teneurs en nickel comprises entre 16 et 30 %, ainsi que des teneurs en cobalt comprises entre 10 et 21 %. (Analyses ponctuelles à l'aide de la microsonde CAMEBAX du Muséum national

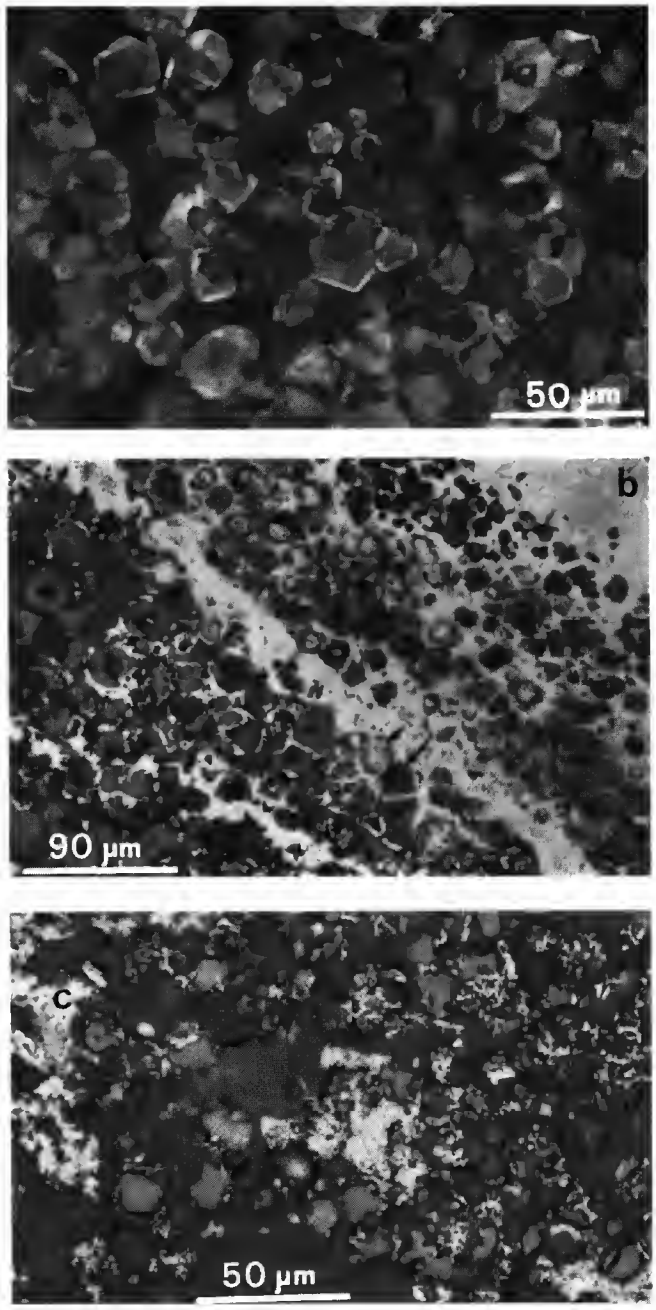
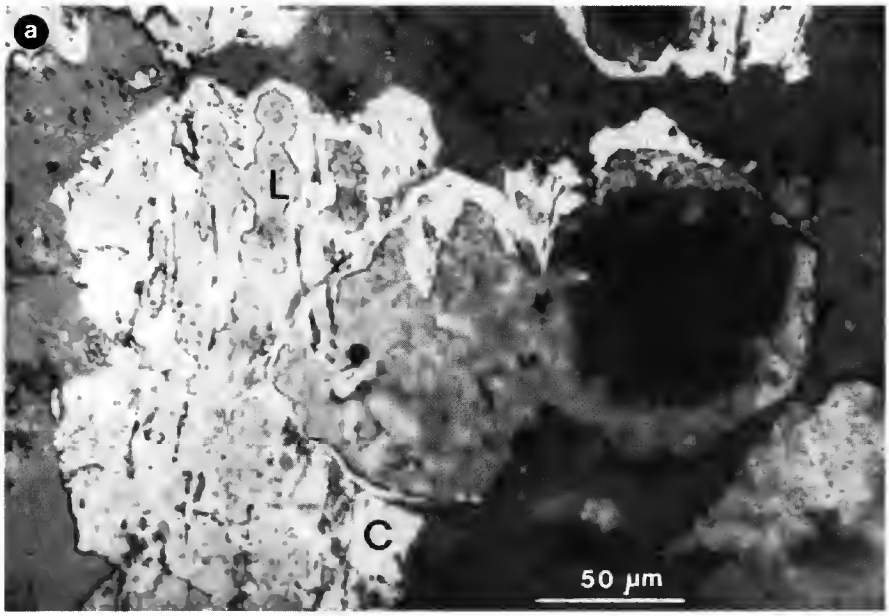


FIG. 2. — Altération des grenats dans la zone d'oxydation des grands gisements manganésifères : a, hydrolyse centrifuge; b, néoformation de lithiophorite dans la partie centrale hydrolysée; c, hydrolyse centripète. Lumière naturelle réfléchie.



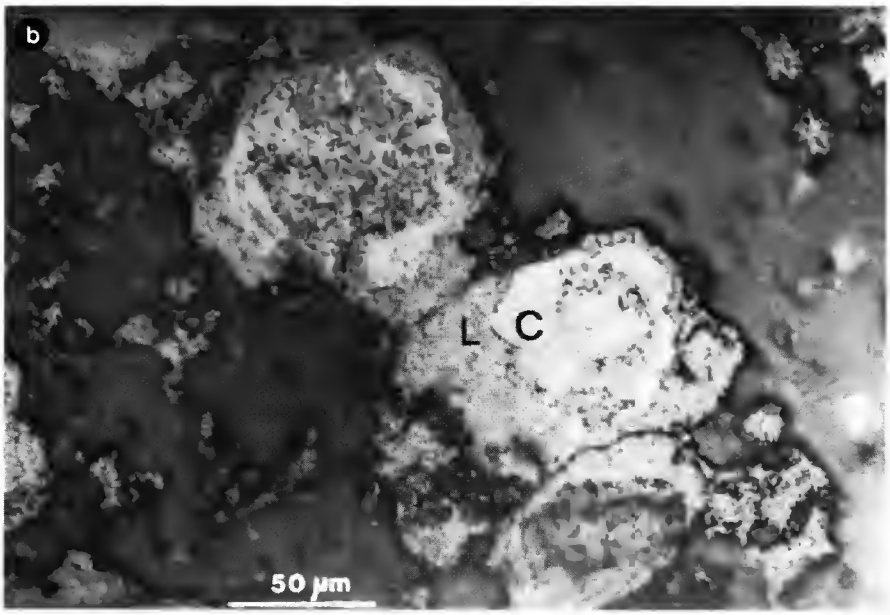


Fig. 3. — Association de lithiophorite (L) et cryptomélane (C) dans les grenats fortement lessivés. Lumière naturelle réfléchie.

d'Histoire naturelle de Paris. Les conditions expérimentales étaient les suivantes : énergie d'activation 15 Kv, temps d'intégration 6 s; courant échantillon 10 nA. Des métaux purs ont été utilisés pour le dosage du Ni, Co et Cu et une pyrite naturelle pour le soufre.)

Il est donc vraisemblable que ces inclusions de sulfures aient représenté la source d'où proviennent les éléments de transition fixés par la lithiophorite dans les conditions de la zone d'oxydation des grands gisements terrestres.

TABLEAU I. — Composition ponctuelle de la lithiophorite dans les grenats lessivés.

MnO_2	42.60	44.82	43.92	46.06	47.73	43.61	43.87	57.59
Al_2O_3	24.10	22.93	23.81	20.82	19.71	23,14	24.71	9.55
SiO_2	8.02	6.61	7.20	6.96	8.10	6,56	6.18	6.05
CoO	**2.07**	**1.76**	**1.33**	**1.81**	**1.21**	**2.05**	**2.65**	**0.00**
CuO	**0.06**	**0.31**	**0.20**	**0.00**	**0.10**	**0.19**	**0.04**	**0.72**
NiO	**4.17**	**3.02**	**3.17**	**3.61**	**2.38**	**3.75**	**3.33**	**0.15**
ZnO	**0.57**	**0.56**	**0.64**	**0.43**	**0.07**	**0.43**	**0.49**	**2.99**
CaO	0.08	0.08	0.05	0.06	0.13	0.03	0.06	0.83
MgO	0.10	0.06	0.07	0.06	0.13	0.03	0.06	0.15
Fe_2O_3	0.91	0.86	0.93	1.05	0.96	1.14	0.83	2.05
Na_2O	0.02	0.04	0.05	0.01	0.12	0.07	0.05	0.22
K_2O	0.05	0.13	0.01	0.47	0.79	0.13	0.07	1.29
BaO	0.00	0.00	0.03	0.07	0.07	0.30	0.60	4.18
TOTAL	82.75	81.18	81.41	81.41	81.50	81.43	82.94	84.97

L'association de la lithiophorite avec la cryptomélane, que l'on observe dans les cavités des grenats lessivés, est caractérisée par la prédominance progressive de la cryptomélane (fig. 3). Certaines plages d'anciens grenats sont entièrement remplacées par la cryptomélane, et l'on peut à peine distinguer quelques discrets îlots de lithiophorite; seules quelques traces en éléments de transition résident dans l'analyse ponctuelle de la cryptomélane, témoignage fragile de l'évolution d'une association que l'on peut cependant bien suivre à l'échelle microscopique.

LA COUVERTURE D'ALTÉRATION ET DE PÉDOGENÈSE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE

Induration ferrugineuse sous forme nodulaire ou cuirassée sur roches ultrabasiques

Les concrétions ferro-manganésifères à prédominance de lithiophorite de Nouvelle-Calédonie se trouvent essentiellement dans l'ensemble altéritique (LATHAM, 1986); elles correspondent aux « épigénies de surface » de MILLOT (1979). Ce type de remplacement

aboutit généralement à une accumulation minérale. L'ensemble d'altérites provient des péridotites serpentinisées et fissurées.

La transformation par hydrolyse des olivines, des pyroxènes et des constituants des serpentines se caractérise par le départ du magnésium, ainsi que par une silicification et une ferruginisation (TRESCASES, 1979; LATHAM, 1986). Ces transformations sont centrifuges pour les olivines; elles commencent à la périphérie des pyroxènes; dans les serpentines enfin, elles s'orientent sur les fissures. Le fer et le nickel résultent de l'altération sur place de l'olivine (TRESCASES, 1979); certaines olivines doivent libérer également du cobalt si l'on se réfère à la présence, mise en évidence par l'observation microscopique, d'inclusions de sulfures (3-20 µm) assez riches en cobalt (association de pentlandite-pyrite).

LATHAM (1986) constate, parallèlement aux silicifications et ferruginisations, une augmentation des teneurs en K, Ni^{2+} et en alumine. Le manganèse suit les accumulations absolues de silice le long des fissures de la roche.

Les concrétions ferro-manganésifères, qui dépassent souvent 500 µm (de diamètre), se forment autour d'un noyau central ou d'un vide. Les analyses microscopique (en lumière réfléchie et en cassure au microscope électronique à balayage) et ponctuelle (à la microsonde) nous ont permis de distinguer trois catégories de concrétions en fonction de la dominante minéralogique et géochimique :

1 — *Concrétions à alternance ferrugineuse et manganésifère* : Des couches à oxydes de fer, riches en silice alternent avec des couches à oxyde de manganèse riches en cobalt et nickel; les oxydes prédominants sont la gœthite et la lithiophorite. Dans les couches manganésifères à prédominance de lithiophorite, on remarque que les concentrations en éléments de transition sont toujours plus importantes vers la partie centrale des concrétions. Nous n'avons jamais pu mettre en évidence une nette séparation entre les couches ferrugineuses et les couches manganésifères — cette séparation est signalée par LATHAM (1986) — mais nous avons constaté par contre dans certaines couches une association étroite entre la lithiophorite et la gœthite (fig. 4). La présence, sur les clichés aux rayons X, d'une réflexion assez nette vers 4,18 Å et 2,70 Å doit être attribuée à la gœthite.

2 — *Concrétions à prédominance manganésifère (lithiophorite) riche en cobalt et nickel (tabl. II), mais où l'on trouve encore des associations étroites de la lithiophorite avec la gœthite.*

3 — *Concrétions manganésifères (lithiophorite, cryptomélane, nsutite), plus riches en manganèse que celles des catégories 1 et 2 et qui s'appauvrissent graduellement en éléments de transition.*

TABLEAU II. — Composition ponctuelle de la lithiophorite de l'ensemble altéritique de la Nouvelle-Calédonie.

MnO_2	52.40	52.20	50.90	50.40	49.40	49.20
Al_2O_3	20.40	20.60	20.80	20.30	21.02	20.30
CoO	**8.70**	**8.96**	**9.40**	**9.50**	**9.60**	**10.04**
CuO	**0.05**	**0.20**	**0.60**	**0.40**	**0.80**	**0.90**
NiO	**2.50**	**2.40**	**2.70**	**2.60**	**2.80**	**2.86**
Fe_2O_3	0.80	0.70	0.50	0.60	0.30	0.20
TOTAL	85.05	84.86	84.90	83.80	83.92	83.40

L'observation en lumière réfléchie ne permet pas de déceler l'association étroite que forme la lithiophorite avec la cryptomélane dans ces concrétions ; cependant, l'examen aux rayons X révèle aussi bien les réflexions importantes de la cryptomélane que celles de la lithiophorite ; de plus, l'observation au microscope électronique indique le faciès lamellaire très caractéristique de la lithiophorite, ainsi que celui aciculaire de la cryptomélane (fig. 4) ; il s'agit là d'une figure d'association très typique. La périphérie de certaines concrétions peut être constituée de MnO_2 sous forme de nsutite, type 1,65 Å (SOREM & CAMERON, 1960) (tabl. III, colonnes 5 et 6), où les éléments de transition ne sont présents que sous forme de traces.

TABLEAU III. — Composition ponctuelle des cryptomélanes issues de l'évolution des lithiophorites de Nouvelle-Calédonie.

MnO_2	87.84	95.99	93.88	93.82	98.10	98.73
Fe_2O_3	0.28	0.16	0.14	0.28	0.22	0.20
CoO	**1.62**	**1.28**	**1.23**	**1.05**	**0.65**	**0.56**
CuO	0.00	0.11	0.00	0.00	0.19	0.00
NiO	**0.36**	**0.05**	**0.27**	**0.25**	**0.00**	**0.09**
SiO_2	2.40	0.46	0.24	3.12	0.36	0.32
Al_2O_3	0.82	0.25	0.22	1.11	0.14	0.00
K_2O	**4.31**	**2.05**	**3.53**	**0.85**	**0.51**	**0.19**
BaO	0.00	0.06	0.03	0.09	0.00	0.00
TOTAL	97.63	100.41	99.54	100.61	100.17	100.09
Mn^{4+}	7.33	7.75	7.72	7.41	7.83	7.91
Fe^{3+}	0.02	0.02	0.01	0.02	0.01	0.02
Co	0.15	0.11	0.11	0.01	0.00	0.01
Si	0.28	0.05	0.03	0.03	0.03	0.02
TOTAL	7.78	7.93	7.87	7.47	7.87	7.96
K	0.66	0.30	0.53	0.12	0.07	0.02
Ba	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
TOTAL	0.66	0.30	0.53	0.12	0.07	0.02

L'enrichissement des concrétions en manganèse est progressif mais net ; il correspond à l'évolution de la lithiophorite en MnO_2. Cette évolution peut être complète puisque l'on trouve des concrétions dont la cryptomélane ou la nsutite constituent la part essentielle et où la présence de la lithiophorite ne se manifeste que sous forme de traces. Cette évolution de la lithiophorite en phase de MnO_2 a été soulignée lors de travaux de synthèse par GIOVANOLI & PERSEIL (1985).

La tentation de rapprocher la minéralogie et la géochimie des concrétions ferromanganésifères de la couverture d'altération de la Nouvelle-Calédonie de la minéralogie et de la géochimie des nodules polymétalliques des fonds océaniques peut se justifier (LATHAM, 1986) si l'on néglige les relations qui existent entre la minéralogie et la géochimie de ces deux catégories de concentrations. Il est pourtant connu et admis (BURNS & BURNS, 1979 ; LECLAIRE & PERSEIL, 1979 ; PERSEIL & JEHANNO, 1981) que les concentrations en cuivre et nickel des nodules polymétalliques sont essentiellement liées à la phase la plus riche en manganèse et la mieux

FIG. 4. — a-b : Association étroite de la lithiophorite lamellaire avec la cryptomélane aciculaire (a, concentrations manganésifères de la Nouvelle-Calédonie; b, remplissage des grenats fortement lessivés, gisement de Borumba en Côte d'Ivoire) (microscope électronique à balayage). c : Association étroite de la lithiophorite avec la gœthite (concentrations ferro-manganésifères de la Nouvelle-Calédonie) (microscope électronique à transmission). Le tiret = 1 μm.

cristallisée — la todorokite — alors que pour sa part le cobalt est étroitement lié (dans les nodules polymétalliques) à la phase faiblement cristallisée — la vernadite — étroitement associée aux oxydes de fer pratiquement amorphes.

Si dans le cas des nodules polymétalliques la stabilité de la todorokite — la phase la mieux cristallisée — est conditionnée très souvent par la présence du cuivre et du nickel, ces éléments ne jouent par contre dans le cas des gisements terrestres aucun rôle en ce qui concerne la stabilité de la lithiophorite; certains de ces éléments résident même encore dans les formes nouvelles de MnO_2 qui résultent de l'évolution de la lithiophorite. Le cobalt a été signalé exclusivement dans les nodules polymétalliques riches en fer; il est lié à la fois à la présence de la vernadite et à celle des oxydes de fer faiblement cristallisés. Ni la minéralogie, ni la géochimie de cette association intime ne sont transposables à celles de la Co-lithiophorite qui caractérise la zone d'oxydation des gisements terrestres. Nous avons observé en effet (fig. 4) que si la lithiophorite peut présenter des associations étroites avec la gœthite, le cobalt trouve cependant sa place avec netteté dans la structure de la lithiophorite.

Le remplissage des karsts

1 — *Concentrations manganésifères au sommet des calcaires du Dévonien supérieur dans les massifs nord-pyrénéens*

L'évolution paléogéographique des formations dévoniennes dans les massifs nord-pyrénéens (Jaeger *et al.*, 1956; Ovtracht & Fournie, 1956; Perseil, 1968) permet d'envisager :

— la remise en solution, au moins en partie, des concentrations manganésifères (enfermées dans les calcaires dévoniens);

— la présence de néoformations résultant de la réaction du manganèse en solution avec la phase résiduelle en place. Les observations microscopiques nous ont permis de mettre en évidence la présence de la lithiophorite, essentiellement dans les minéralisations de Las Cabesses (Ariège), massif de l'Arize (Perseil, 1968). Cette lithiophorite, qui se manifeste en îlots résiduels dans la masse de pyrolusite, renferme des traces en cobalt et nickel; elle est relativement riche en cuivre (1,50-2,20 % CuO). Aucune trace ou relique de sulfure n'est visible dans le minerai manganésifère de Las Cabesses; la présence de sulfures polymétalliques a cependant été signalée au voisinage du gisement (Perseil, 1968).

Phase accessoire dans le minerai de Las Cabesses, la lithiophorite est progressivement remplacée par la pyrolusite. C'est l'évolution trop rapide de la lithiophorite en MnO_2 (ici la pyrolusite) qui fait disparaître un témoin minéralogique du comportement du manganèse à travers les formations du Dévonien supérieur.

2 — *Concentrations manganésifères dans une formation karstique de la grotte de Belvis (Pyrénées audoises)*

Des concrétions manganésifères, constituées en grande partie de Co-lithiophorite, ont été découvertes dans le remplissage karstique de la grotte de Belvis, qui est elle-même enchâssée

dans le calcaire marneux de l'Aptien. Il s'agit d'un grès hétérogène, constitué de fragments de quartz, feldspaths, micas et carbonates, dont le ciment silico-alumineux est progressivement remplacé par des concrétions de lithiophorite. De nombreux fragments de sulfures (fig. 5), en voie de dissolution, sont encore visibles (pyrrhotite, pentlandite, cuivre gris et cattiérite). Le remplissage du karst serait assez récent, comme dans la plupart des karsts pyrénéens (HUBSCHMAN & SACCHI, 1981), et postérieur au Maximum glaciaire. Son origine se rapporte sans aucun doute à l'infiltration dans le réseau karstique des éléments se trouvant au-dessus du calcaire marneux de l'Aptien ou à un apport éolien.

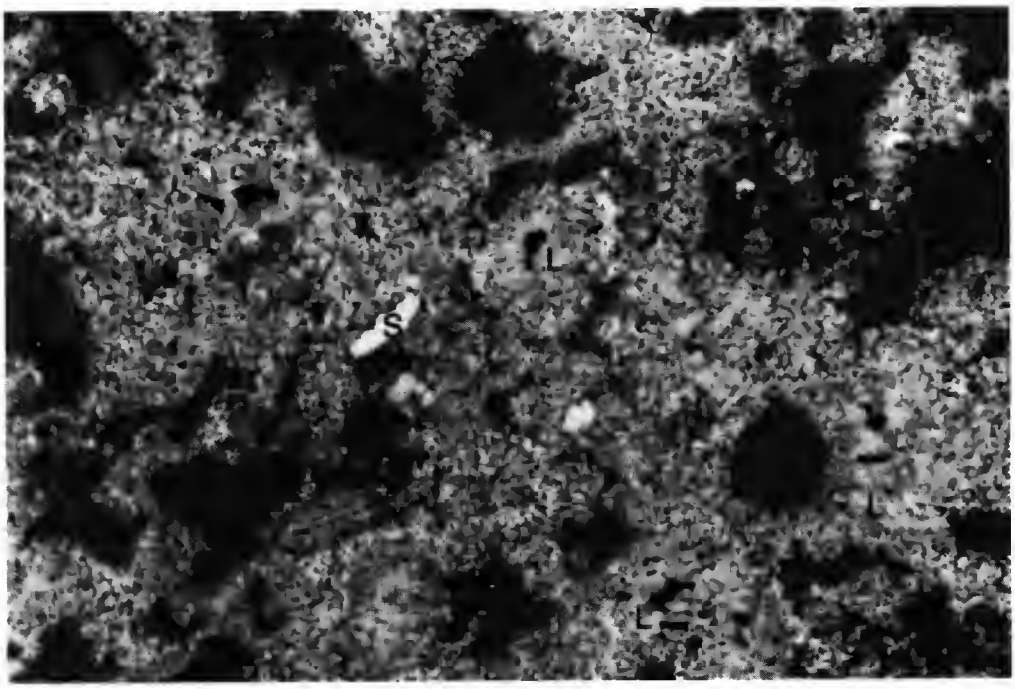


FIG. 5. — Le ciment du grès hétérogène de Belvis (Pyrénées audoises) est progressivement remplacé par des concrétions de lithiophorite (L). Des fragments de sulfures (S) sont encore visibles dans ce grès. Lumière naturelle réfléchie. Le tiret = 20 μm.

Comme dans toutes les formations que nous venons de passer en revue, les concrétions de lithiophorite possèdent une faible réflectance (inférieure à 20 % à 600 nm) mais un pléochroïsme intense (du blanc au gris) très caractéristique en lumière naturelle réfléchie (fig. 5). L'analyse ponctuelle indique un enrichissement graduel de la lithiophorite de Belvis en éléments de transition (tabl. IV). Les plus belles concrétions largement cristallisées de lithiophorite sont aussi riches en cobalt que les concentrations de la Nouvelle-Calédonie. Lors de l'analyse ponctuelle de quelques îlots plus réfléchissants, nous constatons un enrichissement progressif en K^+ et Ba^{2+} ainsi qu'une augmentation de la teneur en manganèse (tabl. V).

TABLEAU IV. — Composition ponctuelle de la lithiophorite dans le ciment du grès hétérogène de Belvis

	1	2	3	4	5	6	7	8
MnO_2	58.40	53.71	54.75	51.18	52.34	53.26	49.08	48.57
Al_2O_3	20.96	22.99	18.68	21.99	22.46	21.36	19.00	20.53
SiO_2	0.30	0.03	0.29	0.74	0.26	0.22	0.85	0.59
BaO	0.70	0.00	0.85	0.05	0.08	0.00	0.54	0.23
CoO	**0.05**	**2.49**	**6.91**	**6.92**	**6.70**	**7.52**	**7.94**	**9.91**
CuO	**0.00**	**0.06**	**0.00**	**0.10**	**0.05**	**0.00**	**0.20**	**0.10**
NiO	**1.60**	**0.00**	**0.26**	**0.04**	**0.00**	**0.20**	**0.30**	**0.03**
ZnO	**0.20**	**0.00**	**0.21**	**0.18**	**0.14**	**0.00**	**0.00**	**0.04**
FeO	0.50	0.00	0.42	0.50	0.07	0.00	0.45	0.40
K_2O	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.75	0.42
Na_2O	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.21	0.14

TABLEAU V. — Composition ponctuelle de l'association de la Co-lithiophorite avec les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite dans le ciment du grès hétérogène de Belvis.

	1	2	3	4	5	6	7	8
MnO_2	46.67	52.09	52.93	54.30	56.16	57.91	59.75	60.03
Al_2O_3	17.09	17.06	18.77	14.21	17.41	9.93	15.79	10.45
SiO_2	4.88	5.08	5.06	8.15	0.93	2.06	0.29	7.66
BaO	**1.73**	**2.56**	**2.07**	**2.77**	**1.01**	**2.95**	**2.84**	**4.93**
CaO	0.44	0.46	0.42	0.58	0.33	0.54	0.22	1.16
MgO	0.21	0.20	0.11	0.29	0.03	0.06	0.05	0.35
CoO	**3.94**	**4.20**	**2.93**	**2.04**	**5.55**	**1.75**	**3.88**	**0.01**
CuO	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.00**
NiO	**0.00**	**0.00**	**0.09**	**0.16**	**0.00**	**0.00**	**0.00**	**0.26**
ZnO	**0.25**	**0.17**	**0.00**	**0.15**	**0.00**	**0.00**	**0.41**	**0.00**
FeO	6.88	2.92	1.62	1.05	0.00	5.65	1.41	6.75
K_2O	**0.68**	**1.21**	**1.34**	**2.19**	**0.29**	**0.62**	**0.44**	**1.27**
Na_2O	**0.08**	**0.04**	**0.19**	**0.17**	**0.13**	**0.09**	**0.22**	**0.21**

Les clichés aux rayons X confirment qu'il s'agit ici encore de l'évolution de la lithiophorite vers les termes de la série isostructurale de la cryptomélane-hollandite; l'apparition sur les clichés aux rayons X, d'une réflexion assez nette vers 6,95 Å et 3,10 Å, traduit cette évolution.

CONCLUSIONS

Certaines lithiophorites se révèlent, par leur teneur en éléments de transition, plus intéressantes que les constituants de la plupart des types de nodules polymétalliques, connus jusqu'à présent.

Les lithiophorites représentent des néoformations qui résultent de la réaction d'une phase résiduelle à prédominance d'alumine avec des solutions enrichies en manganèse.

Les éléments de transition qui se fixent dans la nouvelle structure trouvent le plus souvent leur origine dans la dissolution des sulfures qui étaient inclus dans les phases altérées.

La lithiophorite évolue progressivement en MnO_2 (pyrolusite, nsutite, cryptomélane). Il s'agit là d'un phénomène qui affecte l'ensemble des lithiophorites, qu'elles soient riches en éléments de transition, ou au contraire qu'elles en soient totalement dépourvues. Cette évolution est complète dans la zone d'oxydation de certains gisements.

La présence dans les concentrations manganésifères de cryptomélane ou de nsutite riche en éléments de transition peut constituer l'indice de l'évolution d'une lithiophorite.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURNS, V., & R. BURNS, 1979. — Observations of processes leading to the uptake of transition metals in manganese nodules. *In* : La genèse des Nodules de Manganèse. *Colloques Int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 387-404.

CHUKHROV, F. V., A. I. GORSHKOV, I. V. VITOVSKAIA, V. A. DRITZ, A. V. SIVTZOV & E. S. RUDNITZKAIA, 1980. — La nature cristallochimique de Co-Ni-asbolane. En russe. *Izv. Akad. Nauk SSSR*, Série géologique, **6** : 73-81.

GIOVANOLI, R., & R. BRÜTSCH, 1979. — L'échange des ions de transition par le manganate-10 Å et le manganate-7 Å. *In* : La genèse des Nodules de Manganèse. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 305-315.

GIOVANOLI, R., & E. A. PERSEIL, 1985. — Étude comparative des lithiophorites de synthèse et des lithiophorites de la zone d'oxydation des gisements ferro-manganésifères. *Schweiz. miner. petrogr. Mitt.*, **65** : 9-27.

GIOVANOLI, R., & M. FALLER, 1989. — Oxidhydroxide von Mangan (IV) mit Schichtengitter : Einbau von Co, Ni, Cu in Lithiophorite. *Chimia*, **43** : 11-12.

HUBSCHMAN, J., & D. SACCHI, 1981. — Évolution périglaciaire wurmienne d'un remplissage de grotte et ses implications préhistoriques : La caune de Belvis (Pays de Sault, Pyrénées audoises). *Recherches géogr.*, Strasbourg, n° 16-17 : 19-23.

JAEGER, J. L., A. OVTRACHT & P. ROUTHIER, 1956. — Sur l'origine exogène des gîtes de fer et de manganèse du massif du Mouthoumet (Aude). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (6) **6** : 491-500.

LATHAM, M., 1986. — Altération et pédogenèse sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Genèse et évolution des accumulations de fer et de silice en relation avec la formation du modelé. Études et Thèses, Édition de l'ORSTOM, 331.

LECLAIRE, L., & E. A. PERSEIL, 1979. — Minéralogie, composition chimique et milieux de sédimentation de concrétions polymétalliques dans l'Océan Indien. *In* : La genèse des Nodules de Manganèse. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **289** : 23-37.

MILLOT, G., 1979. — Rôle des épigénies dans l'enrichissement des gîtes minéraux météoriques : quatre exemples. Présentation et enseignements. *Sci. Géol.*, Bull., **32** (4) : 139-145.

OVTRACHT, A., & L. FOURNIE, 1956. — Signification paléogéographique des griottes dévoniennes de la France méridionale. *C. r. Somm. Soc. géol. fr.*, **26**.

PERSEIL, E. A., 1966. — Sur la présence de todorokite dans le calcaire griotte du Dévonien supérieur de Las Cabesses (Ariège). *C. r. Acad. Sci., Paris*, série D, **262** : 949-951.

— 1968. — Contribution à la métallogénie du manganèse dans la France méridionale. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Toulouse.

— 1972. — Quelques précisions sur la « lithiophorite » et « l'asbolite ». *C. r. Acad. Sci., Paris*, série D, **275** : 1019-1021.

— 1986. — Signification génétique de la lithiophorite (Al, Li)$MnO_2(OH)_2$ dans le gisement manganésifère de Serra Do Navio, Brésil. *Can. Mineralogist,* **24** : 461-468.

PERSEIL, E. A., & C. JEHANNO, 1981. — Sur les caractères minéralogiques et géochimiques des nodules polymétalliques du Bassin Indien Central. *Mineral. Deposita,* **16** : 391-407.

PERSEIL, E. A., & G. GRANDIN, 1985. — Altération supergène des protores à grenats manganésifères dans quelques gisements d'Afrique de l'Ouest. *Mineral. Deposita,* **20** : 211-219.

ROUTHIER, P., 1953. — Étude géologique du versant occidental de la Nouvelle-Calédonie entre le col de Boghen et la pointe d'Arama. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Nouv. sér. XXXII, **67** : 127.

SOREM, R. K., & E. N. CAMERON, 1960. — Manganese oxides and associated minerals of the Nsuta manganese deposits, Ghana, West Africa. *Econ. Geol.*, V, **55** : 278-310.

TRESCASES, J. J., 1979. — Remplacement progressif des silicates par les hydroxydes de fer et de nickel dans les profils d'altération tropicale des roches ultrabasiques. Accumulation résiduelle et épigénie. *Sci. Géol.*, Bull., **32** : 181-188.

WADSLEY, A. D., 1950. — Synthesis of Some Hydrated Manganese Minerals. *Am. Miner.*, **35** : 485-499.

— 1952. — The Structure of Lithiophorite, (Al, Li)$MnO_2(OH)$. *Acta crystallogr.*, **5** : 676-623.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 1 : 17-39.

Coralomorphes et spongiomorphes à l'aube du Cambrien

par Françoise DEBRENNE, Jean LAFUSTE et André ZHURAVLEV

Résumé. — Des fossiles primitifs, apparaissant dès la base du Cambrien, présentent certaines ressemblances superficielles avec des archéocyathes, par leur forme extérieure et par les caractéristiques globales de leur microstructure (microgranules en MEB). Cependant, l'étude de ces fossiles en lames ultra-minces à faces polies (LFP) montre que les biocristaux élémentaires de chacun d'entre eux sont assez analogues mais présentent des différences significatives avec les archéocyathes typiques. Dans le groupe des Khasaktides, il a été possible de séparer les Khasaktides vraies des exostructures associées à des archéocyathes, avec lesquelles elles avaient été précédemment confondues. *Cysticyathus* (« *Bacatocyathus tunicatus* ») a une microstructure différente de celle des archéocyathes auxquels il avait été jusqu'ici rattaché; en conséquence, cette forme doit être séparée de ce groupe. Il n'est plus possible de considérer *Cysticyathus* comme le prototype des plus anciens archéocyathes irréguliers, selon une proposition antérieure, puisque sa microstructure a une ressemblance certaine avec celle de *Khasaktia*. La forme générale, le type de construction du squelette et la microstructure de *Khasaktia* n'ont rien de commun avec ceux des stromatoporoides auxquels ils avaient été comparés. *Cysticyathus* et *Khasaktia* sont sans doute des organismes voisins entre eux et plus proches des cœlentérés que des éponges. Au contraire, *Archaeolynthus polaris*, un archéocyathe à une seule muraille, qui possède une microstructure comparable à celles des *Cysticyathus* et de *Khasaktia* et se rencontre dans les mêmes gisements, présente un plan structural spongiomorphe.

Mots clefs. — Coralomorphes, spongiomorphes, base du Cambrien, architecture et microstructure du squelette.

Abstract. — Primitive fossils, basal Cambrian in age, present some superficial similarities with archaeocyaths, such as external shape and type of microstructure observed in SEM. Nevertheless, their study on polished ultra-thin sections (LFP) shows that the elementary biocristals display significant dissimilarities within the different forms and with typical archaeocyaths. Khasaktids must be separated from secondary structures of archaeocyaths they have been placed in. *Cysticyathus* ("*Bacatocyathus tunicatus*") has a completely different microstructure than archaeocyaths and could not be interpreted as one of them. Consequently, it is not any more possible to consider *Cysticyathus* as the prototype of the most ancient irregular archaeocyaths, as it was previously done, its microstructure having striking similarities with the one of *Khasaktia*. The general shape, the skeleton type of building and the microstructure of *Khasaktia* have nothing in common with the stromatoporoids they have been previously compared with. *Cysticyathus* and *Khasaktia* are without doubt closely related organisms of coralomorph structure (*sensu* Jell). On the contrary, *Archaeolynthus polaris*, a single-walled archaeocyath, which presents a similar microstructure to that of *Cysticyathus* and *Khasaktia*, and occurs in the same localities, has a spongiomorph structural plan.

Key words. — Coralomorphs, spongiomorphs, base of the Cambrian, architecture and microstructure of skeleton.

F. DEBRENNE et J. LAFUSTE, *Institut de Paléontologie, URA 12 du CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
A. ZHURAVLEV, *Institut de Paléontologie, Académie des Sciences, Moscou, URSS.*

Cysticyathus tunicatus Zhuravleva, 1955
(Fig. 1; pl. I; III, 1-2; IV, 2; V, 3-4; VI, 1)

Cette espèce n'est connue qu'au Tommotien supérieur de la Plate-forme sibérienne. Elle a été décrite pour la première fois par I. T. Zhuravleva comme un archéocyathe irrégulier. Plus tard, en 1960, elle a placé *Cysticyathus* dans le genre *Bacatocyathus* Vologdin, 1940, considéré lui aussi comme un archéocyathe irrégulier. Mais l'espèce-type de *Bacatocyathus*, ainsi que la plupart des espèces qui lui ont été attribuées, sont en réalité des sections de stades jeunes de différents genres d'archéocyathes réguliers; de ce fait, n'ayant pas d'existence indépendante, elles doivent être considérées comme *nomina dubia*. Il paraît donc justifié de conserver le nom de *Cysticyathus* pour les formes réellement indépendantes.

Forme générale

Calices solitaires, de forme extérieure irrégulière, coniques à subcylindriques, présentant parfois une expansion en soucoupe ou des invaginations irrégulières dans la cavité interne. La section transversale est arrondie, d'un diamètre pouvant atteindre 30 mm, mais le plus souvent ayant une moyenne de 5 mm. La hauteur peut dépasser 50 mm. La muraille du calice est épaisse, imperforée ou présente de rares pores arrondis à distribution irrégulière. Son épaisseur maximale est de 1 mm; elle décroît lorsqu'il y a des pores, qui sont une structure exceptionnelle, certains calices n'en ayant aucun. Des dissépiments horizontaux bien développés, légèrement concaves ou convexes, compartimentent la cavité interne à espaces réguliers, mais relativement peu fréquents. A leur niveau, une constriction du calice peut s'observer. Ils s'attachent au squelette principal sous un angle faible.

Le squelette, observé au microscope en lumière transmise, à grossissement moyen, apparaît composé de couches épaisses et sombres alternant avec des couches minces et transparentes. Dans la partie externe du squelette principal, les couches transparentes sont rares ou même totalement absentes, alors qu'elles sont nombreuses et presque régulières dans la partie interne du squelette et dans les dissépiments qui sont reliés à la face interne du squelette principal. Les zones foncées correspondent à des éléments biocristallins de plus petite taille que ceux des zones transparentes.

Dans la partie inférieure du calice, les pores sont pratiquement absents; la zone interne manque ou n'a pas une constitution différente de celle du squelette principal, comme on l'observe chez les archéocyathes.

En coupes longitudinale et transversale, le squelette est constitué de laminations parallèles entre elles et au contour du calice; les laminations sont continues, sauf au niveau des pores.

Microstructure en LFP

Le squelette proprement dit présente des zones claires et des zones foncées. Dans la partie du squelette à éléments de plus petite taille (zones foncées), qui est la plus développée dans le sclérenchyme de *Cysticyathus*, on observe la coexistence de plages de calcite allongées, droites, recourbées ou diversement articulées (« vermicules ») et d'éléments isodiamétriques (« corpus-

cules »). Il est frappant de constater que le diamètre des corpuscules et la largeur des éléments constituant les vermicules sont très proches (fig. 1 A-B). Ceci conduit à penser qu'il n'y a qu'une catégorie de biocristaux allongés, digitifères, sans dilatation centrale comportant trois, quatre (ou plus rarement cinq, six) extrémités en doigt, les corpuscules n'étant en fait que des sections perpendiculaires de digitations. Tous les biocristaux doivent être considérés comme de type « vermiculaire », qui diffère tout à fait du type dit « granulaire » dans lequel les expansions ne constituent qu'une très faible partie du volume total de l'objet. L'épaisseur des vermicules est de 0,08 µm à 1,0 µm et leur longueur de 1,2 µm à 2,0 µm, rarement 7 µm (lames ultra-minces à faces polies : LFP CA 310 à CA 315).

FIG. 1. — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81008, Plate-forme sibérienne, Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis* : A, Ca 313, détail des vermicules de la partie foncée du squelette (petits cristaux); B, Ca 311, alternance de zones claires (C) et foncées (F) du squelette, correspondant à deux tailles de biocristaux de même forme.

A, *detail of biocrystal shape (vermicule) in the dark zone of the skeleton (small size crystallites)*; B, *alternating dark (F) and light (C) biocrystal zones, corresponding to two sizes of the same shaped biocrystals.*

MICROSTRUCTURE AU MEB

Les digitations sont oblitérées par la préparation pour le MEB et les éléments apparaissent comme des granules de deux tailles, les plus petits correspondant aux zones sombres en lumière transmise, les plus gros aux zones transparentes. Les laminations sont aussi visibles qu'en lumière transmise (pl. V, 3). Les limites du squelette sont parfaitement nettes. Deux zones se distinguent dans le squelette du calice : à l'extérieur, une seule couche d'éléments de forme allongée dont le grand axe est orienté perpendiculairement à la surface du squelette; à l'intérieur de cette couche, une zone dans laquelle on observe une alternance de couches à petits et grands éléments, mais avec une plus grande fréquence. Cette structure alternée se retrouve dans les dissépiments. Dans la région des pores, les laminations à grands éléments s'incurvent, les lames externes et internes se rejoignent, formant une terminaison périclinale. A la jonction dissépiments-muraille, les laminations des dissépiments sont en continuité avec celles de la partie interne du squelette primitif. Dans le cas d'une obturation, les pores sont fermés par les dissépiments, donc du côté interne du calice (pl. IV, 2).

REMARQUE MÉTHODOLOGIQUE

Différence d'aspect des biocristaux au MEB et en LFP

Dans les paragraphes précédents, il a été signalé qu'on observait des biocristaux digitifères en microscopie optique, alors qu'ils n'étaient que peu repérables en microscopie électronique.

Or, il faut insister sur le fait que l'extrême proximité des minuscules plages de squelettes soumises aux deux procédés garantit qu'elles se présentent bien dans un état de conservation identique. Les différences d'aspect correspondent donc à une influence des procédés eux-mêmes ; dans les lames ultra-minces à faces polies (LFP), qui ont plusieurs microns d'épaisseur, des objets transparents, en calcite, de quelques microns de diamètre, peuvent évidemment être vus en profondeur. En effet, ils sont contenus entre les deux plans de polissage parallèles de la lame, donc dans un volume supérieur à leurs dimensions ; ils sont ainsi intégralement conservés par la préparation. Dans le cas du microscope électronique, l'examen porte sur un plan, poli et attaqué à l'acide, de l'échantillon, c'est-à-dire sur une beaucoup plus faible épaisseur. Il paraît donc normal que des objets à digitations plus ou moins contournées fournissent des sections, en grande majorité, à contours simples. Par ailleurs, la corrosion, indispensable au procédé, s'appliquant en tous les points de la surface traitée, crée des reliefs entre les interfaces des cristaux qui apparaissent plus réduits et de contours plus simples que dans le cas des préparations en lames ultra-minces.

En conclusion de cette remarque, qui demanderait à être étayée par une expérimentation appropriée, on peut admettre comme règle que l'observation au MEB, après polissage et corrosion, défavorise la mise en évidence des détails cristallins par rapport au système d'examen en lumière transmise des lames ultra-minces.

Interprétation

Les deux parties du squelette sont fondamentalement identiques ; elles sont construites par les mêmes processus et sont formées par les mêmes biocristaux. Dans le cas de la partie interne et des dissépiments, seule la fréquence des couches claires à grands éléments est plus importante. Squelette et dissépiments sont construits étape par étape, chacune d'elle se terminant par la clôture de la cavité interne par un plancher dissépimentaire. Le remplissage des pores par la dernière lame interne des dissépiments montre que ces derniers se sont formés après le squelette principal. La continuité de chaque couche de la partie externe avec celles de la partie interne du squelette conduit à penser qu'une simple couche de tissu vivant entourait tout le squelette. La réunion des lames externe et interne au niveau des pores signifie que les pores étaient alors remplis de tissu vivant. La succession des lames internes suggère que les couches de tissu vivant se succédaient de manière centripète pour construire le nouveau squelette.

Ce type de croissance diffère de celui admis pour le squelette des archéocyathes et des éponges. Dans le cas des éponges à squelette calcaire et probablement aussi des archéocyathes, la sécrétion se fait par l'intermédiaire d'une seule couche homogène formée en un seul temps par la minéralisation d'un moule organique (Vacelet, 1983 ; Debrenne, Zhuravlev & Rozanov, 1989). Dans le cas de *Cysticyathus*, le squelette se construit par étapes successives durant la vie de l'organisme. L'obturation des pores se fait de l'intérieur par des dissépiments de même nature que le squelette principal alors qu'elle se réalise de l'extérieur par des exostructures de constitution différente de celle du squelette principal chez les archéocyathes et les éponges, en relation avec la formation de structures d'ancrage et de soutien.

Khasaktia vesicularis Sayutina, 1980
(Fig. 2; pl. II; III, 4; IV, 3; V, 2; VI, 2)

Sous le nom de *Khasaktia* sont décrites des formes très diverses ne correspondant pas à un groupe homogène. Le choix de *Khasaktia vesicularis* parmi toutes les autres espèces décrites par SAYUTINA en 1980 et par VORONIN *et al.* en 1982 a été motivé par les caractéristiques bien définies de cette espèce qui a une forme générale et une structure de squelette particulières.

FORME GÉNÉRALE

Irrégulière, en baquet plutôt qu'en calice, elle est rarement conique. Des formes coniques, justement, ont été décrites par ZHURAVLEVA (1960) comme représentants atdabaniens des *Cysticyathus tunicatus* (pl. II; pl. III, 4).

La partie supérieure du baquet se replie vers l'intérieur de la cavité interne du squelette. Le diamètre peut atteindre exceptionnellement 30 cm, mais il est le plus souvent d'une dizaine de centimètres. La hauteur est de 10 cm environ.

Khasaktia a une couche basale qui forme une sorte d'épithèque rugueuse à zones concentriques en contact avec le substratum (SAYUTINA, 1980, fig. 1 b). Le squelette présente des bords délités en feuillets (pl. IV, 3 a). Les feuillets peuvent délimiter des cavités remplies de boue puis de ciment sparitique, qui forment des poches enfermées dans la masse du squelette. La cavité interne du baquet est également remplie de ciment. Aucune porosité n'a été observée.

Le squelette est constitué d'une seule zone, faite d'une alternance de couches foncées et claires en lumière transmise. L'orientation générale des couches est, en gros, parallèle aux limites du baquet, mais les couches sont assez fortement festonnées; les festons se relaient les uns les autres en gardant la même direction. L'orientation des bords festonnés se situe vers l'extérieur et la base, tandis que les bords plus rectilignes sont situés vers l'intérieur. Dans la plupart des reconstitutions antérieures, les figures sont verticalement inversées (SAYUTINA, 1980, fig. 2 a-j; VORONIN *et al.*, 1982, pl. 8, fig. 8; ZHURAVLEVA & SAYUTINA, 1984, pl. 21, fig. 5-6). Des différences dans la forme des festons ont été distinguées par SAYUTINA sous les termes de structures festonnées vésiculaires ou festonnées rigides. Cependant, il est possible d'observer ces deux formes dans un même échantillon, ce qui enlève à cette distinction toute valeur systématique. En section tangentielle, les festons se présentent comme des alvéoles foncées entourées de cercles transparents. Il n'y a pas de dissépiments, mais une cavité peut se former entre le dernier feuillet et une partie du squelette qui tient le rôle des dissépiments dans le cas précédemment étudié.

MICROSTRUCTURE EN LFP (LFP CA330 à 333)

L'aspect des biocristaux ne présente pas de différences dans des lames faites dans des plans orientés orthogonalement par rapport à la direction d'accrétion de la muraille (fig. 2 a-2 b). Les éléments cristallins n'ont donc aucune tendance à une élongation préférentielle. Le squelette est composé de couches qui présentent un liséré inférieur plus foncé en lumière transmise.

Dans les zones sombres, la moyenne du diamètre des éléments est de 2-3 µm, certains pouvant atteindre 4-5 µm. Lorsqu'ils restent isodiamétraux, ils sont souvent polyédriques — de trois à six faces — et modérément engrenés. D'autres biocristaux sont digitifères et peuvent atteindre une extension de 10 à 12 µm ; simples, ils sont arqués ou coudés ; plus complexes, ils présentent souvent trois bras, plus rarement quatre et exceptionnellement cinq. En fait, comme on ne les observe pas dans les trois dimensions, ils ont probablement huit et même jusqu'à douze digitations dans l'espace.

Dans les zones les plus claires, seule la dimension des biocristaux est accrue passant fréquemment à 4-6 µm de diamètre, alors que ni leur longueur ni leur extension ne sont modifiées.

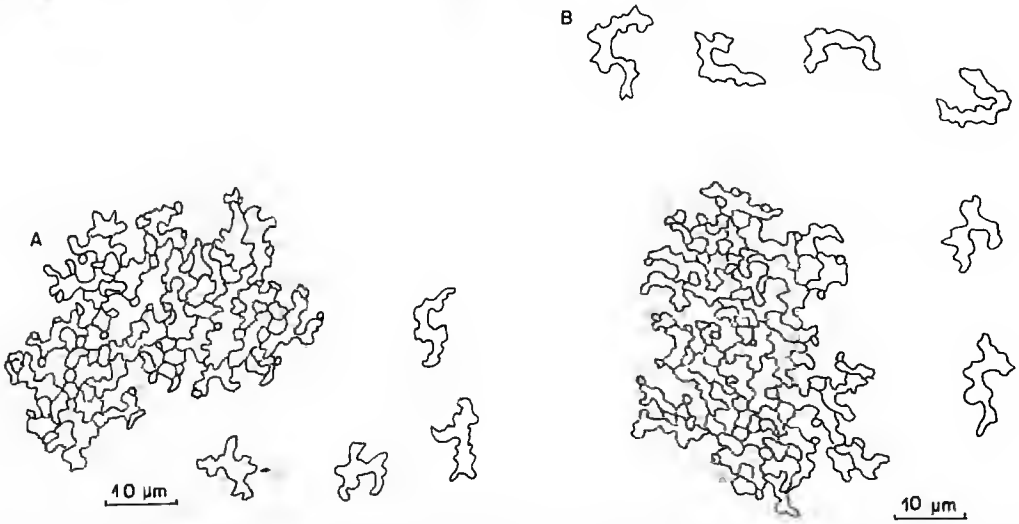


FIG. 2. — *Khasaktia vesiculuris* Sayutina, 1980, MNHN L81011 (Ca 331); Plate-forme sibérienne, Oy-Muran, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocythus polyseptus* : A, coupe longitudinale ; B, coupe transversale. Identité de forme des biocristaux digitifères dans les deux plans. En A et B, visualisation par isolement de quelques cristaux digitifères.

A, *longitudinal section*; B, *transverse section. Identical shape of the biocrystals in the two plans. In* A *and* B, *visualisation by isolation of some digitiferous biocrystals.*

MICROSTRUCTURE AU MEB

Comme dans le cas précédent, les digitations ne sont pas mises en évidence. Les granules les plus petits correspondent aux zones les plus foncées en lumière transmise ; dans ces zones on observe deux tailles peu différentes de grains, les plus gros étant les moins nombreux (pl. V, 2). Dans ce sclérenchyme se différencient de gros grains allongés perpendiculairement aux limites du squelette et qui correspondent aux zones transparentes observées en lumière transmise. Les festons foncés ne coïncident pas en section longitudinale (pl. V, 2), le festonnage n'est pas conforme. L'épaisseur des zones à petits grains n'est pas constante à l'intérieur d'une même couche, ni d'une couche à l'autre, tandis que l'épaisseur des couches à gros grains est relativement constante et correspond à la longueur des cristaux placés perpendiculairement aux limites du squelette

INTERPRÉTATION

Les feuillets qui se séparent du calice principal et forment des sortes d'exfoliations externes, sont les traces des stades successifs de croissance. L'orientation des festons, à l'inverse de ce qui avait été précédemment écrit, conduit à une interprétation différente de la construction du squelette. L'observation de la microstructure suggère que la direction de croissance était vers le bas et l'extérieur dans chaque exfoliation, puis un nouveau calice se construisait vers le haut, à l'intérieur du précédent. Le même procédé se répétait plusieurs fois au cours de la vie de l'animal. Sous les exfoliations, des cavités résiduelles se formaient.

Archaeolynthus polaris (Vologdin, 1937)
(Fig. 3; pl. III, 3; IV, 1; V, 1; VI, 3)

Cette forme est généralement considérée comme le plus simple des archéocyathes : elle est constituée d'une seule muraille poreuse. La plupart des archéocyathes réguliers passent par un stade primaire de développement du squelette qui présente cette caractéristique. Parmi les formes à une muraille, *A. polaris* est la seule coloniale (pl. III). Cependant, des particularités microstructurales d'*Archaeolynthus* et d'autres genres à une seule muraille ont conduit à séparer ces formes de la souche principale des archéocyathes réguliers à deux murailles (LAFUSTE et DEBRENNE, 1982; DEBRENNE *et al.*, 1989).

FORME GÉNÉRALE

Calices à une muraille, solitaires ou coloniaux, présentant une porosité régulière. Le squelette principal apparaît de structure homogène. Les épaississements secondaires, lorsqu'ils existent, recouvrent uniquement la surface externe du squelette primitif. Ils sont formés de plusieurs couches dont la plus jeune est la plus externe. L'épaisseur du squelette secondaire est plus grande à la partie inférieure du calice. Les pores ne sont pas obstrués par ce développement squelettique secondaire et la porosité du squelette secondaire coïncide exactement avec celle du squelette principal. En lumière transmise, le squelette secondaire apparaît comme une succession de minces couches transparentes et de couches sombres plus épaisses. A l'intérieur des parties sombres, le matériel squelettique se répartit en colonnettes déjà observées par ZHURAVLEVA (1960, fig. 66) (pl. IV, 1), mais, dans son ensemble, il apparaît comme un corps continu. Une couche transparente, de l'épaisseur d'un biocristal, couvre la partie interne du squelette principal et semble en faire partie. Il n'y a pas de dissépiments.

MICROSTRUCTURE EN LFP

Le squelette principal, d'une épaisseur de 0,04 µm à 0,05 µm, apparaît foncé sur les lames. Son sclérenchyme est plus vermiculé que celui de *Cysticyathus* et de *Khasaktia*, c'est-à-dire que les éléments non étirés y sont nettement moins nombreux. Les « corpuscules » ont généralement un contour arrondi et ne dépassent pas 2 à 3 µm de diamètre. Les « vermicules »

étirés sont des baguettes droites, courbées ou pliées, lorsqu'ils sont simples; plus complexes, ils portent des digitations, au nombre de trois, quatre ou cinq (rarement plus); leur plus forte expansion est d'environ 10-12 µm (fig. 3 A).

Dans le squelette secondaire, les biocristaux se distinguent des précédents par un accroissement notable de leur diamètre (jusqu'au double) alors que leur extension n'augmente que modérément (fig. 3 B).

FIG. 3. — *Archaeolynthus polaris* (Vologdin, 1937), MNHN L81009 (Ca 340); Plate-forme sibérienne, Titiriktek,Tommotien : A, biocristaux vermiculés du squelette principal; B, biocristaux plus grands du squelette secondaire.

A, *vermicular biocrystals of the main skeleton*; B, *larger biocrystals of the secondary skeleton.*

FIG. 4. — *Dictyosycon gravis* (Zhuravleva, 1960), MNHN L81012; Plate-forme sibérienne, Oy-Muran, Atdabanien : biocristaux polyédriques engrenés.

Geared polyhedral biocrystals.

Si on compare le squelette principal d'*Archaeolynthus polaris* avec celui des archéocyathes à deux murailles du même gisement (*Dictyocyathus gravis* Zhur., 1960) on constate (fig. 4) non seulement une différence de taille des biocristaux, comme cela a déjà été signalé (LAFUSTE & DEBRENNE, 1982; DEBRENNE *et al.*, 1989), mais encore une différence essentielle dans la forme des éléments, vermiculaires à digitations chez *Archaeolynthus polaris*, à gros granules polyédriques engrenés chez *Dictyosycon gravis*. La séparation des formes à une muraille et des formes à deux murailles en est ainsi renforcée.

Microstructure au MEB

Le squelette principal est formé de biocristaux homogènes observables sous forme de granules (voir remarque plus haut). Il est entouré d'une couche composée d'une seule épaisseur de cristallites allongés, en « palissade », perpendiculaire aux limites du squelette, correspondant à la zone transparente observée en lumière transmise. Le squelette secondaire est en continuité vers l'extérieur du squelette principal et composé de couches plus ou moins festonnées, les festons étant soulignés par de plus gros grains (pl. V, 1). Ils correspondent aux structures en colonnettes observées en lumière transmise ; ils n'ont pas la régularité des festons de *Khasaktia*.

Interprétation

Les couches à gros grains (transparentes en lumière transmise, un seul cristallite dans l'épaisseur) sont interprétées comme la trace du tissu vivant qui, à la mort de l'animal, a laissé un vide, plus tard rempli par du ciment. Le squelette secondaire est formé par l'organisme lui-même, comme le prouve la correspondance des porosités, la répartition des couches de tissu secondaire le long du calice et la similitude de la microstructure entre les parties externe et interne du squelette. La répartition des tissus de remplissage chez les éponges fossiles et actuelles (Gautret, 1985), leurs rapports avec le squelette principal, la taille respective de leurs éléments constitutifs, peuvent être comparés avec les figures observées dans le squelette secondaire d'*Archaeolynthus polaris*. Les zones transparentes de ce dernier ont une position identique à celle des cuticules dans les éponges, ce qui conforte l'interprétation donnée plus haut.

CONCLUSIONS

Cysticyathus a toujours été considéré comme un archéocyathe ; la présente étude a démontré que, tant sur le plan général de la croissance et de l'édification du squelette que sur celui de la microstructure, cette interprétation ne pouvait plus être soutenue.

Khasaktia a été interprété, soit comme une structure inorganique, soit comme un précurseur des stromatopores (Webby, 1986), soit comme un symbionte de calices d'archéocyathes (Zhuravleva & Sayutina, 1984). Notre discussion sera basée uniquement sur l'étude de l'espèce-type *Khasaktia vesiculosa* ; les préparations ont été faites sur du matériel en provenance du *locus typicus* (Oy-Muran, Plate-forme sibérienne). Cette précaution est indispensable, car sous le nom de *Khasaktia* ont été regroupées des structures variées dont l'étude critique n'est pas le but du présent travail.

Sayutina (1980) a réfuté l'interprétation comme structure inorganique et il n'est pas nécessaire d'y revenir. Quant aux affinités avec les stromatopores, elles sont basées sur une erreur d'orientation des coupes (voir plus haut) ; lorsque l'orientation réelle est rétablie (grâce à des coupes soigneusement repérées sur le terrain) il n'est plus possible d'établir de comparaisons valables avec les stromatopores.

Zhuravleva et Sayutina (1984) ont considéré que *Khasaktia* avait une microstructure

semblable à celle de certaines excroissances d'archéocyathes (les « crassates »), formes d'épaississement secondaire du squelette, qui ont une microstructure semblable à celle du squelette principal de l'archéocyathe dont elles sont issues. On vient de voir que les biocristaux élémentaires des archéocyathes étaient différents de ceux de *Khasaktia*, en dépit de quelques ressemblances superficielles au MEB, dont on a expliqué plus haut l'origine.

Par contre, il y a des similitudes si frappantes entre *Cysticyathus* et *Khasaktia* qu'il est tout à fait envisageable de les considérer comme des représentants d'un même groupe qui, de plus, occupe le même biotope (JAMES *et al.*, sous presse).

Morphologiquement, ces calices coniques, en carbonate de calcium, compacts, sont très proches de ce que pourrait être un coralloïde primitif. Il est possible d'utiliser pour de telles formes le nom de coralomorphe créé par JELL (1984) bien que la composition qu'il en donne serait à discuter en détail.

Archaeolynthus polaris, au contraire, bien qu'ayant une microstructure de même type que celle des deux précédents genres, a un mode de croissance différent qui s'apparente à celui des archéocyathes avec un squelette primaire et un squelette secondaire poreux. Il faut le considérer comme un spongiomorphe et non comme un coralomorphe. Les différences constatées dans les microstructures des Monocyathida et des Archaeocyathida ont été vérifiées dans de nombreuses localités d'âges différents (DEBRENNE *et al.*, 1989). Cela signifierait que les archéocyathes à une et à deux murailles sont deux branches séparées d'un même tronc.

A la base du Cambrien inférieur, on assiste à une explosion de formes, tant sur le plan architectural que sur le plan microstructural, qui ne peuvent se rattacher en aucune façon à des groupes plus évolués se développant dans des terrains plus récents. Les radiations au Cambrien inférieur se traduisent par des tentatives de microstructures et de morphologies qui ont avorté. Ce sont autant d'essais dans l'élaboration de squelettes solides qui vont s'orienter vers deux modes d'architecture chez les invertébrés primitifs : le type spongiaire et le type corallien.

Remerciements

Les lames ultra-minces ont été faites par J. LAFUSTE et M. LEMOINE, la microscopie électronique par S. LAROCHE, les photographies par M. DEBRENNE et D. SERRETTE; les dessins sont des originaux de J. LAFUSTE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DEBRENNE, F., A. Yu. ZHURAVLEV & A. Yu. ROZANOV, 1989. — Archéocyathes réguliers. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. nauk SSSR, Moscou, **233** : 198 p., 32 pl. (en russe).

GAUTRET, P., 1985. — Organisation de la phase minérale chez *Vaceletia crypta* (Vacelet), démosponge, sphinctozoaire actuel. Comparaison avec les formes aragonitiques du Trias de Turquie. *Geobios*, **18** : 553-562.

JAMES, N. P., P. D. KRUSE & A. Yu. ZHURAVLEV, sous presse. — Tommotian and Toyonian bioherms — the same general plan. Third Internat. Symp. Cambrian System, Novosibirsk, 1-9 august 1990, Abstracts.

JELL, J. S., 1984. — Cambrian Cnidarian with mineralised skeletons. *Paleontogr. am.*, **54** : 105-109.

LAFUSTE, J., & F. DEBRENNE, 1982. — Différences microstructurales entre formes à une seule muraille et formes à deux murailles chez les archéocyathes réguliers. 9e RAST, Paris : p. 350.

SAYUTINA, T. A., 1980. — Une nouvelle famille du Cambrien inférieur, stromatopores possibles. *Paleont. Zh.*, 1980, (4) : 13-28, 2 pl. (en russe).

VACELET, J., 1983. — Les éponges hypercalcifiées. Reliques des organismes constructeurs du Paléozoïque et du Mésozoïque. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **108** : 547-557.

VOLOGDIN, A. G., 1937. — Archéocyathes et algues du flanc sud du massif d'Anabar. *Trudy Vsesoyuznogo arkt. Inst.*, **91** : 9-66 (en russe).

— 1940. — Sous-phylum Archaeocyathi. Archaeocyatha. Atlas des principales formes de la faune fossile d'U.R.S.S. Vol. 1, Cambrien : 24-94, pl. 2-32. *Gosgeolizdat*, Moscou, Léningrad (en russe).

VORONIN, Yu. I, L. G. VORONOVA, N. V. GRIGOR'EVA, N. A. DROSDOVA, E. A. ZHEGALO, V. A. SYSOEV & V. D. FONIN, 1982. — La limite Précambrien-Cambrien dans les régions géosynclinales des coupes des monts Salanii Gol, MNR. *Trudy Sovnesnoy-Mongol'skoy paleontologicheskoy ekspeditsii*, Nauka, Moscou, **18** : 152 p.

ZHURAVLEVA, I. T., 1960. — Archéocyathes de la Plate-forme sibérienne. Acad. Sci. U.R.S.S., Nauka, Moscou : 344 p. (en russe).

ZHURAVLEVA, I. T., & T. A. SAYUTINA, 1984. — Symbioses des Archaéocyathes et des Khasaktiides. *Trudy Inst. Geol. Geofiz. sib. Otd. Akad. Nauk. SSSR*, Nauka, Moscou, **597** : 33-38 (en russe).

PLANCHE I

Section polie longitudinale de *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva 1955, PIN 3848/561, Titiriktek, cours moyen de la Léna, Plate-forme sibérienne, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*; × 5.

Polished longitudinal section of Cysticyathus tunicatus *Zhuravleva, 1955, PIN 3848/561, Titiriktek Creek, middle course of the Lena river, Siberian platform, Tommotian stage,* Dokidocyathus regularis *zone;* × *5.*

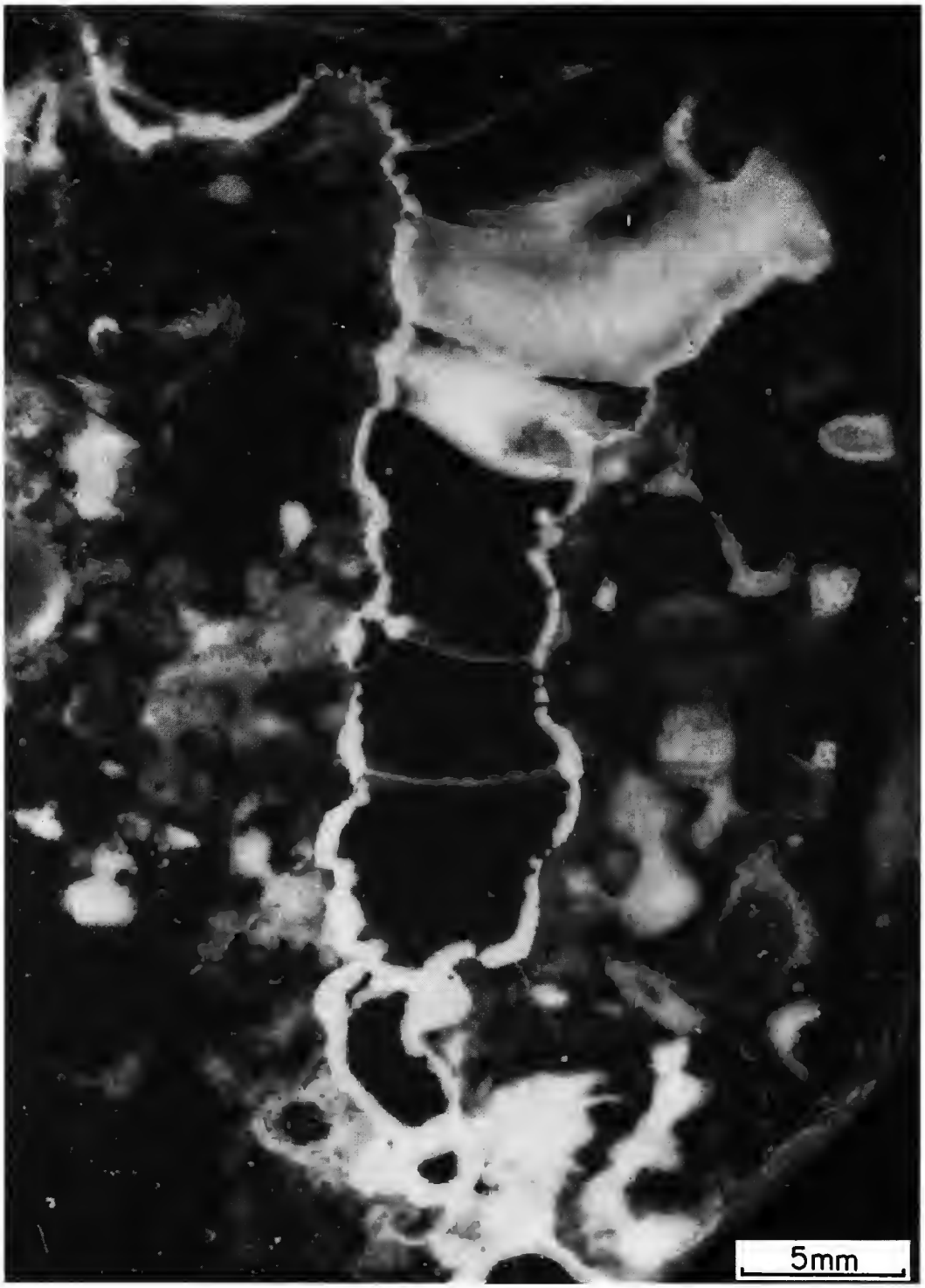


PLANCHE I

PLANCHE II

Sections longitudinales polies de plusieurs squelettes de *Khasaktia vesicularis* Sayutina, 1980, PIN 3848/562, Oy-Muran, cours moyen de la Léna, Plate-forme sibérienne, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus*; × 5.

Polished longitudinal sections of several skeletons of Khasaktia vesicularis *Sayutina, 1980, Oy-Muran, middle course of the Lena river, Siberian platform, Atdabanian stage,* Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus *zone;* × 5.

PLANCHE II

PLANCHE III

Morphologie des calices en sections longitudinales. Cours moyen de la Léna, Plate-forme sibérienne, Cambrien inférieur.

Cup morphology in longitudinal sections. Middle course of the Lena river, Siberian platform, Lower Cambrian.

1 — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, PIN 3848/563; Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*; × 10.

2 — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81008; Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*; × 15.

3 — *Archaeolynthus polaris* (Vologdin, 1937); PIN 3848/564; Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*; × 10.

4 — *Khasaktia vesicularis* Sayutina, 1980, PIN 3848/565; Oy-Muran, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus*; × 10.

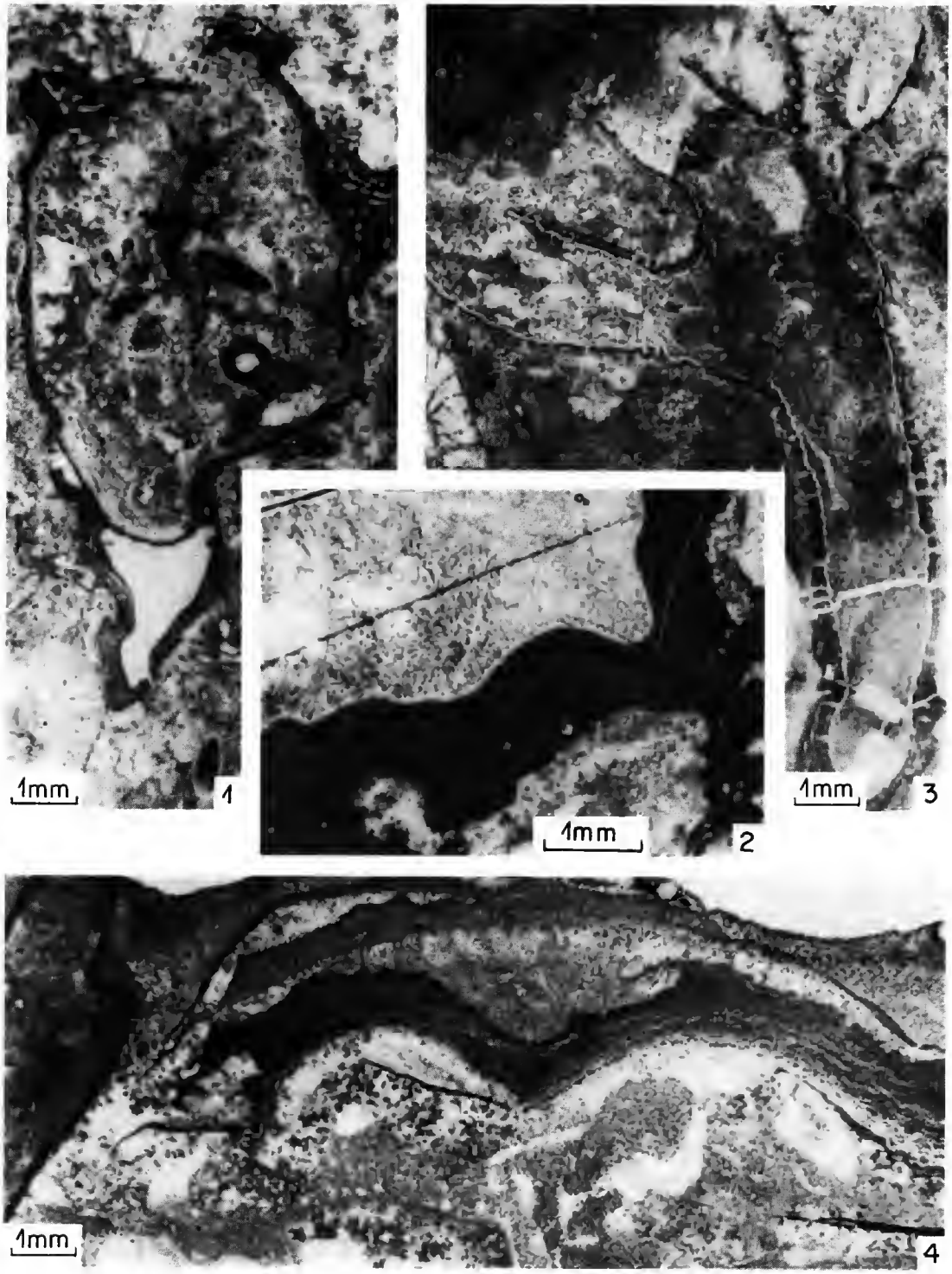


PLANCHE III

Planche IV

Microstructures au MEB. Plate-forme sibérienne, Cambrien inférieur.

SEM microstructures. Siberian platform, Lower Cambrian.

1 — *Archaeolynthus polaris* (Vologdin, 1937), MNHN L81009, Zhurinsky Mys, cours moyen de la Léna, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis* : a, vue générale, × 15; b, détail de la muraille, × 4500.

a, *general view,* × *15*; b, *detail of the wall,* × *4500.*

2 — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81010, rivière Aldan, Ulakhan-Sulugur, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis* : a, à gauche, dissépiments; à droite, jonction dissépiments-muraille; en haut à droite, obturation d'un pore, × 70; b, détail de la muraille, × 4500.

a, *on the left, dissepiments ; on the right, dissepiments-wall junction, with infilling of a pore at the top,* × *70*; b, *detail of the wall,* × *4500.*

3 — *Khasaktia vesicularis* Sayutina, 1980, MNHN L81011, Oy-Muran, cours moyen de la Léna, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus* : a, vue générale avec les lamelles initiales denticulées, × 15; b, détail du squelette, × 4500.

a, *general view with basal denticulate lamellae,* × *15*; b, *detail of the skeleton,* × *4500.*

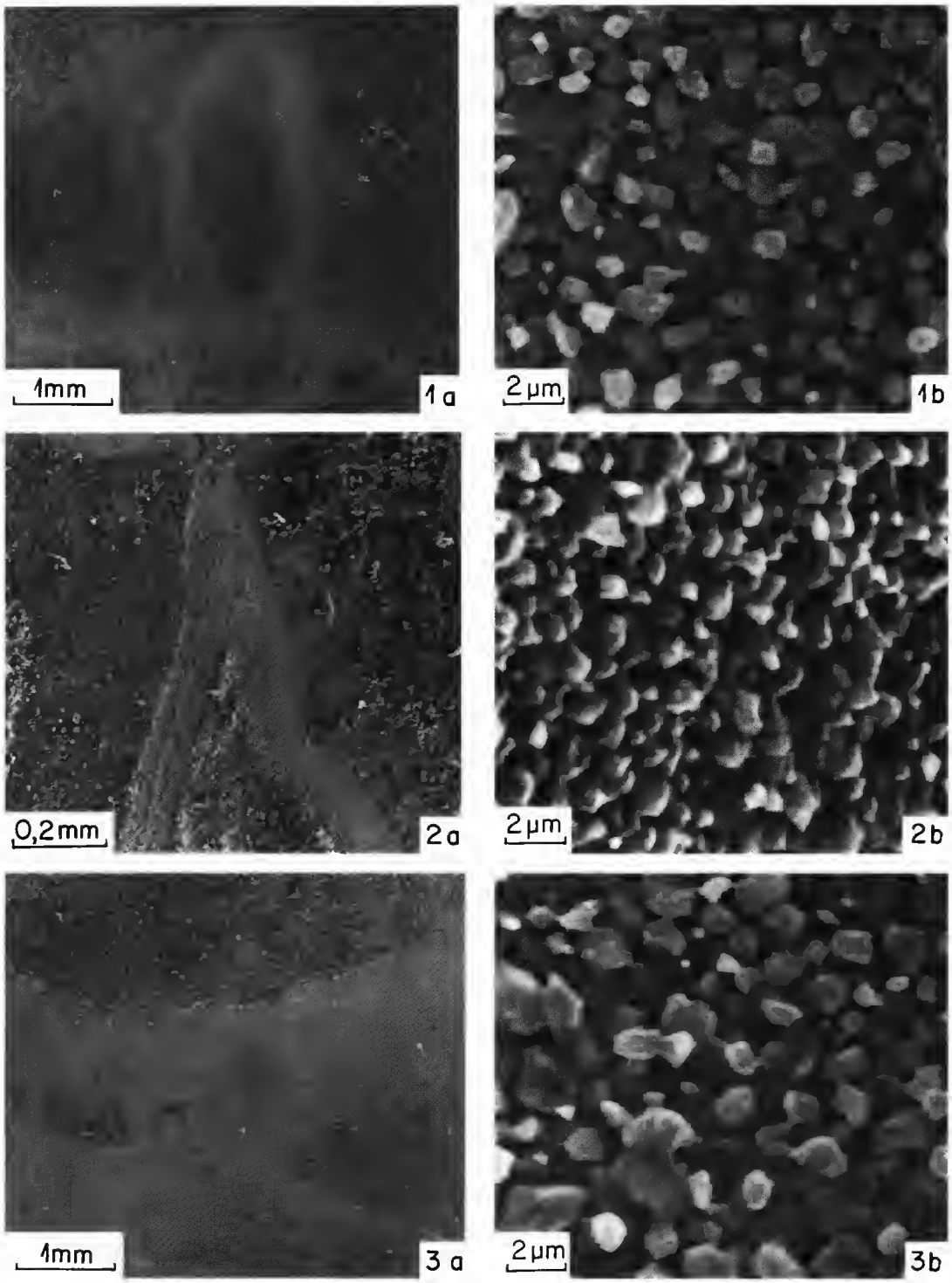


PLANCHE IV

PLANCHE V

Microstructures au MEB. Plate-forme sibérienne, Cambrien inférieur.

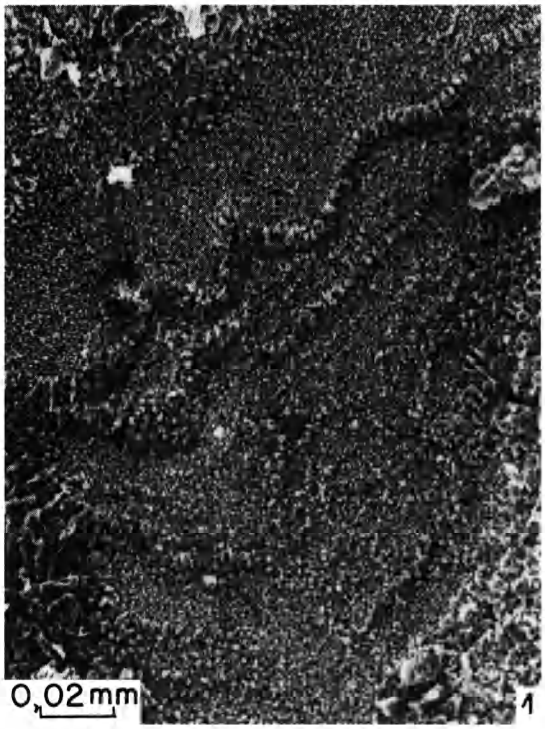
SEM microstructures. Siberian platform, Lower Cambrian.

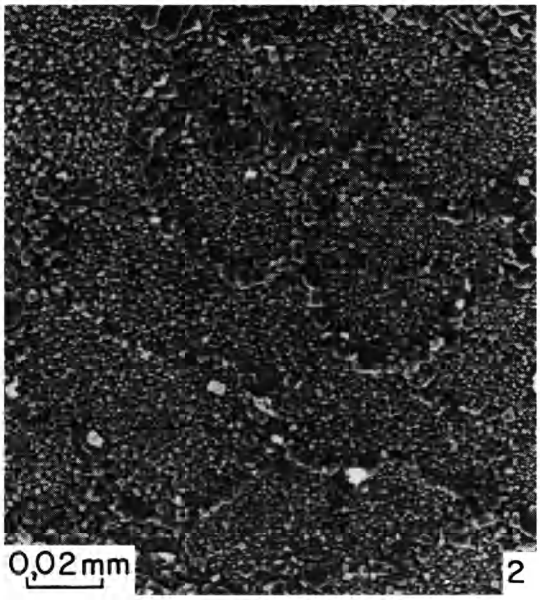
1 — *Archaeolynthus polaris* (Vologdin, 1937), MNHN L81009, Titiriktek, Tommotien; détail du squelette primaire (à gauche) et du squelette secondaire (à droite); × 450.
Primary skeleton (left), secondary skeleton (right); × 450.

2 — *Khasaktia vesiculosa* Sayutina, 1980, MNHN L81011, Oy-Muran, cours moyen de la Léna, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus*; détail des lamelles initiales; × 450.
Detail of basal lamellae; × 450.

3 — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81010, rivière Aldan, Ulakhan-Sulugur, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*, détail des lamelles des murailles, la surface externe est à gauche; × 200.
Detail of the wall (outer surface on the left); × 200.

4 — *Cysticyatus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81008, Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis*, détail de la muraille; × 4500.
Detail of the wall; × 4500.





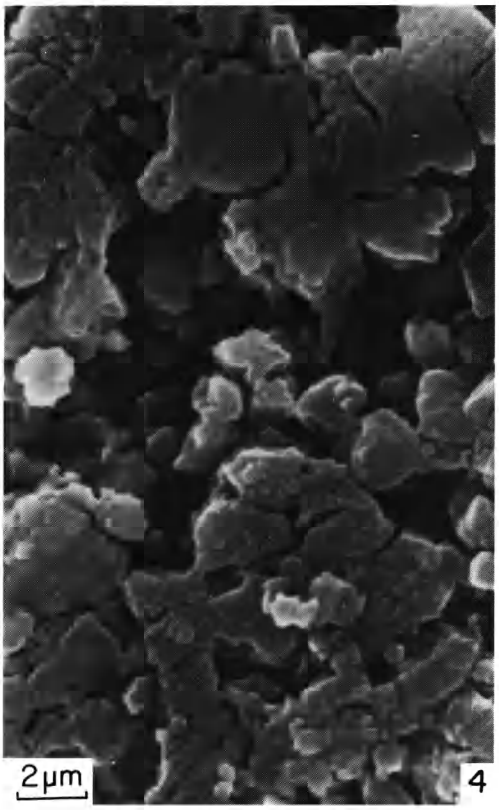


PLANCHE V

PLANCHE VI

Microstructures en lames ultra-minces (LFP). Plate-forme sibérienne ; Cambrien inférieur ; cours moyen de la Léna.

Microstructures in ultra-thin sections (LFP). Siberian platform ; Lower Cambrian ; middle course of the Lena river.

1 — *Cysticyathus tunicatus* Zhuravleva, 1955, MNHN L81008 (Ca 312) Titiriktek, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis* ; morphologie des biocristaux du squelette (vermicules et corpuscules) ; × 900.
Skeletal biocrystals morphology (vermicules and corpuscules) ; × 900.

2 — *Khasaktia vesiculosa* Sayutina, 1980, MNHN L81011 (Ca 330) ; Oy-Muran, Atdabanien, zone à *Retecoscinus zegebarti-Leptosocyathus polyseptus* ; biocristaux digitifères ; × 900.
Digitiferous biocrystals ; × 900.

3 — *Archaeolynthus polaris* (Vologdin, 1937), MNHN L81009 (Ca 340) ; Zhurinsky Mys, Tommotien, zone à *Dokidocyathus regularis* ; biocristaux vermiculés du squelette initial ; × 900.
Vermicular biocrystals of the primary skeleton ; × 900.

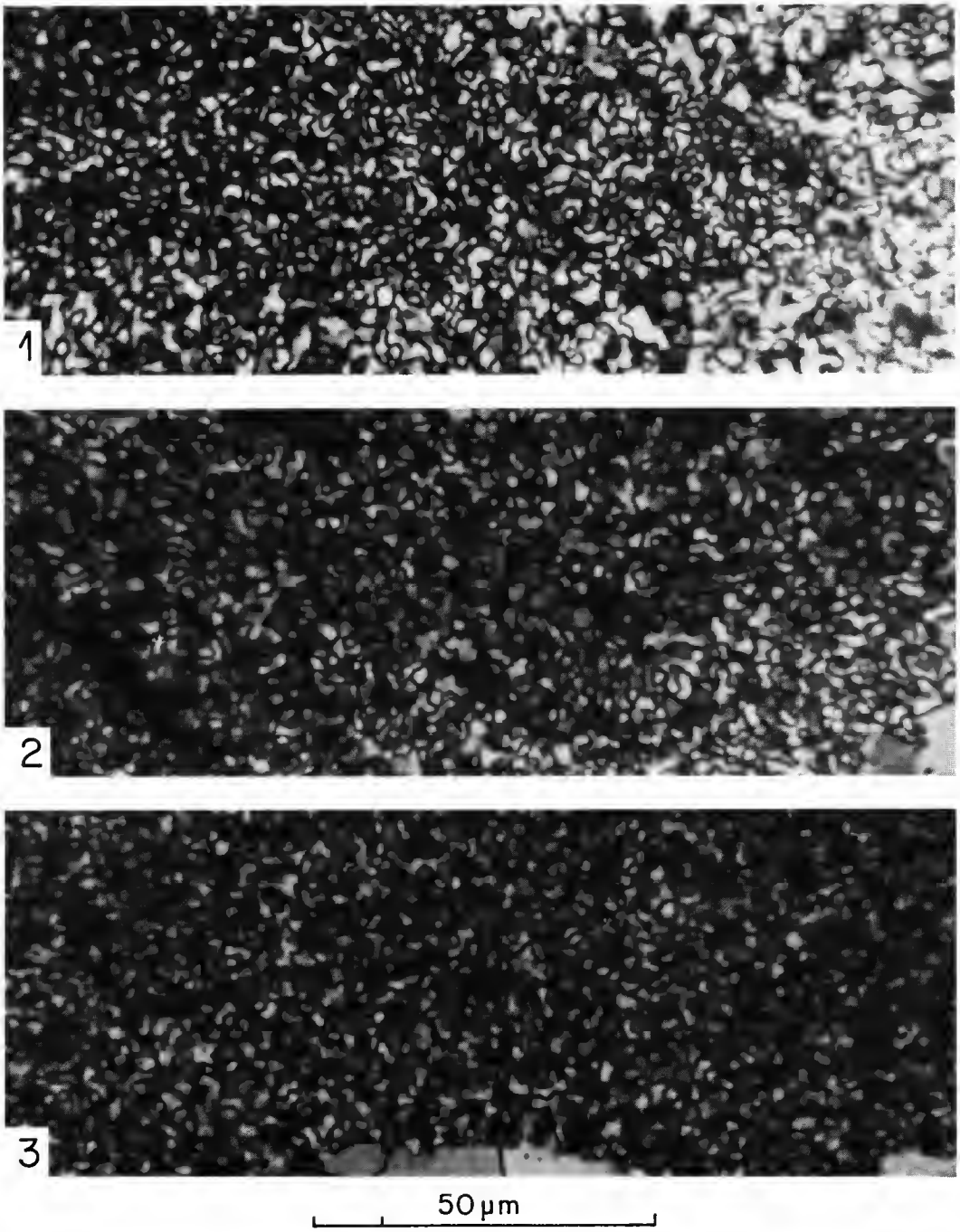


PLANCHE VI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 1 : 41-51.

Le plus ancien Radioporidae (Bryozoa, Cyclostomata) : *Tholopora neocomiensis* (Canu & Bassler) du Néocomien du Jura

par Bernard WALTER

Résumé. — *Tholopora neocomiensis* est, actuellement, la plus ancienne espèce connue de Radioporidae. Du fait de sa rareté, elle était restée mal connue soit décrite comme *Defranciopora*, soit reconnue comme *Tholopora* mais alors confondue avec l'espèce aptienne *Th. muletiana*. Une centaine de colonies provenant du Valanginien supérieur de Sainte-Croix (Vaud, Suisse) ont été découvertes dans du matériel, non étudié jusqu'ici, de la collection Campiche (Musée géologique de Lausanne). Elles permettent de redéfinir l'espèce. Malgré sa plus grande ancienneté, *Th. neocomiensis* ne diffère pas fondamentalement des *Tholopora* du Crétacé supérieur. Sa présence, très localisée, dans la mer valanginienne du Jura pourrait correspondre à un maximum de température atteint par la mer jurassienne au début du Valanginien supérieur, tandis que sa rapide disparition serait à rattacher à un refroidissement affectant le Jura durant la zone à Trinodosum.

Mots-clés. — Bryozoa, Cyclostomata, *Tholopora*, Crétacé inférieur, Systématique, Paléoécologie.

Abstract. — At present, *Tholopora neocomiensis* is the oldest known species of Radioporidae. Because of its rarity, it remained poorly known, whether it was described as *Defranciopora*, or recognized as *Tholopora* but confused with the Aptian species *Th. muletiana*. It has been resdescribed owing to a hundred colonies from Upper Valanginian of Sainte-Croix (Vaud, Switzerland) discovered in previously unstudied material of the Campiche Collection (Geological Museum of Lausanne). In spite of the fact that it is older, *Th. neocomiensis* is not fundamentally different from the Upper Cretaceous *Tholopora*. Its restricted occurrence in the Valanginian sea of the Jura may correspond to a maximum temperature reached in the sea of the Jura in the beginning of Upper Valanginian, while a cooler period during the Trinodosum zone probably led to its rapid disappearance.

Key-words. — Bryozoa, Cyclostomata, *Tholopora*, Lower Cretaceous, Systematics, Palaeoecology.

B. WALTER, *Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie de l'Université Claude-Bernard de Lyon, associé au CNRS (URA 11), 27-43, Bd du 11-novembre, 69622 Villeurbanne (France).*

INTRODUCTION

Tholopora neocomiensis (Canu & Bassler) est la plus ancienne espèce du genre et c'est aussi la plus ancienne espèce de Radioporidae. Pourtant, elle est restée, jusqu'ici, mal connue : soit rattachée au genre *Defranciopora*, soit reconnue comme *Tholopora* mais confondue avec une espèce aptienne (voir ci-après la synonymie). Ceci s'explique par sa rareté. En effet, malgré d'abondantes récoltes de bryozoaires dans les gisements jurassiens actuellement exploitables, je n'y ai jamais retrouvé l'espèce. En fait, exceptés les six exemplaires étudiés par GREGORY (1909) et indiqués de Cressier (canton de Neuchâtel), tous les exemplaires connus sont issus du seul gisement valanginien supérieur de Sainte-Croix-Chalet du marais (Auberson, canton de Vaud).

Mais ce gisement n'est plus exploitable actuellement et il semble ne l'avoir été que très brièvement lorsque le Dr Campiche y avait conduit des fouilles au milieu du XIXe siècle. S'agissait-il d'un gisement lenticulaire ou bien pourrait-il être retrouvé par terrassement?

Heureusement, provenant de ce gisement, il existe dans la collection Campiche du matériel en vrac constitué de bryozoaires et spongiaires restés non étudiés jusqu'ici. Un tri approfondi m'a fourni une centaine de colonies (maintenant répertoriées au Musée géologique de Lausanne sous les numéros 51058 à 51074). Les caractéristiques de l'espèce néocomienne peuvent ainsi être définies.

La comparaison (voir ci-après) avec le type de *Tholopora muletiana* (d'Orbigny) (pl. I A-C), m'a montré que les exemplaires néocomiens ne pouvaient être rattachés à cette espèce aptienne.

Enfin, j'ai pu étudier les syntypes de *Defranciopora neocomiensis* Canu & Bassler (n° 69874, USNM, Washington, deux sont figurés ici : pl. I D-E). Ces exemplaires ne sont pas très caractéristiques dans la mesure où les alignements radiaux d'autozoécies y sont peu visibles, en particulier sur l'exemplaire figuré par CANU & BASSLER (fig. 1 D). Ceci peut expliquer qu'ils n'aient pas été reconnus comme *Tholopora* par ces auteurs. Cependant ils rentrent parfaitement dans la variation de l'espèce, constatée grâce aux nombreuses colonies de la collection Campiche. Tous appartiennent donc à la même espèce pour laquelle on peut retenir le nom de *Tholopora neocomiensis* (Canu & Bassler).

Tholopora neocomiensis (Canu & Bassler)

SYNONYMIE

1926 — *Defranciopora neocomiensis* Canu & Bassler : 30-31, pl. 25, fig. 13-15, texte-fig. 16. Valanginien supérieur, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud).
1983 — *Defranciopora neocomiensis* Canu & Bassler; BOARDMAN : 97, fig. 47-3 (détail de la section d'un syntype montrant des diaphragmes interprétés comme d'anciennes parois orificio-vestibulaires).
1909 — *Tholopora muletiana* (d'Orbigny); GREGORY : 273-274. Hauterivien, Cressier (Neuchâtel).
pars 1972 — *Tholopora muletiana* (d'Orbigny); WALTER : 346. Valanginien supérieur, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud). Non pl. 26, fig. 11 : *Defranciopora fungina* Hillmer, 1971.

DESCRIPTION DE L'ESPÈCE

La colonie est subglobuleuse (pl. I D, E, H) ou subcylindrique (pl. I F), parfois claviforme (pl. II C; 3 B-C). Elle est haute de 3 à 15 mm, son diamètre maximum varie de 2 à 8 mm. Elle est formée d'un empilement de sous-colonies subcirculaires ayant un sommet plus ou moins aplati et une bordure subverticale. Chaque sous-colonie donne naissance, par subdivision et allongement des zoécies centrales (voir sections pl. II A et III A), à une sous-colonie superposée. Celle-ci s'accroît ensuite par sa périphérie et recouvre la précédente dont seule une partie de la marge verticale reste visible. Plus rarement les marges des sous-colonies peuvent s'écarter de la sous-colonie précédente (pl. II D), donnant un aspect irrégulier à la colonie. La partie centrale de la sous-colonie (pl. I G) constitue la zone d'allongement de la colonie; elle est formée de bourgeons zoéciaux, de section polygonale large de 0,15 à 0,20 mm. Cette zone centrale est plus ou moins importante selon le développement de la colonie. Elle peut atteindre 4 mm de diamètre. C'est seulement à la périphérie que l'on trouve les

autozoécies en files radiales unisériées. Sur les colonies les mieux développées, on peut compter jusqu'à 12 autozoécies alignées entre la marge de croissance de la sous-colonie et la zone centrale. Ces files radiales sont séparées par une, très rarement deux, files de petites kénozoécies. Ces dernières mesurent 0,08 à 0,12 mm. Sur les petites colonies (pl. I H, I), l'alignement radial est peu net. Les kénozoécies sont dispersées irrégulièrement entre les autozoécies. Celles-ci ont un contour subcirculaire, leur diamètre varie le plus souvent de 0,18 à 0,24 mm. Ce diamètre s'accroit en effet en s'éloignant de la marge de la sous-colonie. Certaines autozoécies atteignent 0,30 mm de diamètre mais ceci est très localisé et ne concerne toujours qu'une partie de la sous-colonie (pl. I G; III B-C). L'ovicelle (pl. II B et fig. 1 A-C)

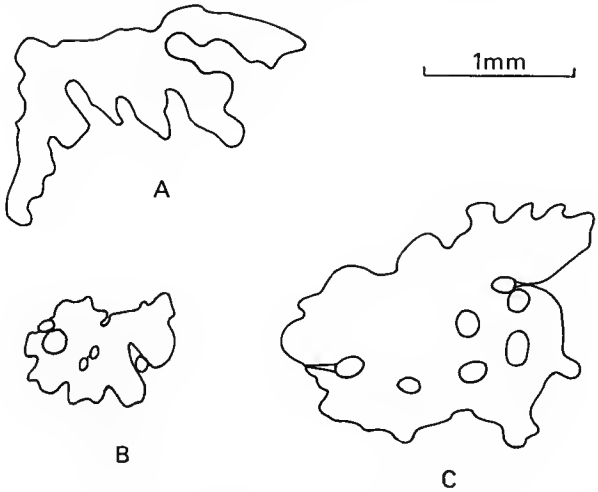


FIG. 1. — Ovicelles de *Tholopora neocomiensis* (Canu & Bassler); × 20; Valanginien supérieur, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud). Paroi externe non conservée; une partie de l'ovicelle A est masquée par la sous-colonie suivante; coll. Campiche, Mus. géol. Lausanne (MGL), A : MGL 51063, B : MGL 51064, C : MGL 51065.

Ovicells of Tholopora neocomiensis *(Canu & Bassler); × 20; Upper Valanginian, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud); external wall unpreserved; a part of ovicell A is covered by the next sub-colony.*

se trouve à la partie distale de la zone centrale. Elle n'a été observée qu'en trois exemplaires. Cette rareté vient peut-être du fait que seules les ovicelles développées sur la sous-colonie la plus récente ont des chances d'être bien visibles (fig. 1 A : l'ovicelle est partiellement recouverte par la sous-colonie suivante). Dans leur plus grande dimension, les ovicelles peuvent atteindre 2-3 mm. Quelques autozoécies traversent la paroi externe. L'oeciostome n'a pas été observé.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Defranciopora fungina Hillmer a une forme zoariale identique. De ce fait, les colonies de petit diamètre de *Th. neocomiensis* ont une ressemblance avec cette espèce. Mais la distinction

peut se faire en recherchant les petites kénozoécies présentes seulement chez *Th. neocomiensis*, ou encore en remarquant chez *Defrancíopora fungina* les zoécies centrales de section allongée et souvent munies de péristomes nets. Enfin l'ovicelle est différente : celle de *D. fungina* est élargie transversalement, assez semblable à celle connue chez le genre *Plagioecia*. Mais les exemplaires ovicellés sont trop rares pour que ce dernier critère soit réellement pratique.

L'espèce aptienne *Th. muletiana* (d'Orbigny) n'est connue que par son type. Les autres exemplaires qui lui avaient été rapportés sont d'âge néocomien et sont précisément l'espèce *neocomiensis*. Une comparaison des exemplaires néocomiens avec le type de *Th. muletiana* (pl. I A-C) montre effectivement une ressemblance qui justifie le rattachement au même genre. La différence de forme zoariale, ramifiée chez *Th. muletiana*, simple chez *Th. neocomiensis*, n'a peut-être pas une valeur spécifique ; nous savons que les variations zoariales peuvent être liées aux conditions de milieu. En revanche, les caractéristiques zoéciales présentent des différences significatives. Les autozoécies sont plus larges chez *Th. neocomiensis* : 0,18-0,24 mm et parfois 0,30 mm alors qu'elles ne dépassent pas 0,16-0,18 mm chez *Th. muletiana*. Les zoécies constituant la zone apicale mesurent 0,18-0,20 mm chez *Th. neocomiensis*, seulement 0,12 mm chez *Th. muletiana*. Enfin chez cette dernière espèce, les kénozoécies disposées entre les files radiales d'autozoécies sont plus nombreuses, alignées en deux ou trois rangées au lieu d'une ou rarement deux chez *Th. neocomiensis*.

Rattachement générique

Le genre *Tholopora* a été proposé par Gregory (1909 : 267-270) pour remplacer *Domopora* d'Orbigny, 1849. En effet, l'espèce-type choisie par d'Orbigny, *Ceriopora diadema* Goldfuss, mal identifiée par d'Orbigny, ne correspondait pas à la définition du genre *Domopora* donnée par cet auteur.

La définition de *Tholopora* par Gregory s'applique parfaitement à l'espèce néocomienne : « Radioporidae in which the zoarium is compound and consists of a series of superposed discs or subcolonies, forming short, thick, blunt, cylindrical stems »... « Each subcolony consists of a central area crowded with mesopores; it is surrounded by a zone traversed by radial, uniserial rows of apertures, separated by lines of mesopores. Seen from the side the apertures occur in vertical series ». Brood (1972 : 428) considère *Tholopora* comme un synonyme récent de *Radiopora* d'Orbigny dont *Tholopora* ne serait qu'une variation zoariale. Mais l'espèce-type de *Radiopora*, *Ceriopora formosa* Michelin, reste très mal connue. Il semble actuellement préférable de conserver le genre *Tholopora*.

Ce genre a été rattaché par son auteur à la famille des Radioporidae Gregory, 1909. Cette famille est donnée par Canu & Bassler comme synonyme de Lichenoporidae, mais Brood (1972 : 427) se fondant sur la structure de la paroi zoéciale (présence de pseudolunaria uniquement chez les Lichenoporidae), distingue nettement les deux familles. Cette position est suivie ici.

Comment expliquer la rareté de *Tholopora neocomiensis* ?

Th. neocomiensis est une espèce bien caractérisée, les possibilités de confusion avec *Defrancíopora fungina* ne concernant que quelques petites colonies. Ce n'est donc pas un

défaut d'identification qui peut expliquer l'absence de l'espèce dans les gisements actuellement exploitables. Ce sont certainement ses exigences écologiques qui sont en cause.

L'indication stratigraphique donnée par GREGORY (Hauterivien de Cressier, canton de Neuchâtel) n'est pas certaine. Dans la région de Neuchâtel, le Valanginien supérieur est extrêmement réduit et parfois absent (DONZE & THIEULOY, 1975 : 1661-1664 ; REMANE *et al.*, 1989 : 28-29). Lorsqu'il existe, il constitue la base d'une série marneuse essentiellement développée à l'Hauterivien. Aussi un prélèvement imprécis dans un gisement peut très facilement regrouper des fossiles dont l'âge irait du début du Valanginien supérieur jusqu'à l'Hauterivien inférieur. Seule une nouvelle découverte bien repérée stratigraphiquement lèverait l'incertitude.

Pour le gisement de Sainte-Croix-Chalet du marais, la position est plus claire : il s'agit incontestablement de Valanginien supérieur. Mais aucune précision supplémentaire n'est possible : le gisement exploité au milieu du XIXe siècle n'est plus visible actuellement. Cependant l'étude de la succession des faunes de bryozoaires dans le Jura, du Valanginien inférieur à l'Hauterivien inférieur (WALTER, 1989) a montré que le maximum de richesse spécifique de la faune de bryozoaires est atteint à la fin du Valanginien inférieur et surtout au début du Valanginien supérieur (zone à Verrucosum). La faune extrêmement riche de Sainte-Croix-Chalet du marais pourrait ainsi dater, au moins en partie, du début du Valanginien supérieur. Cette hypothèse est compatible avec les données fournies par les ammonites. En effet, BUSNARDO & THIEULOY (1989 : 120) étudiant les ammonites de la région de Sainte-Croix conservées dans les anciennes collections ont constaté qu'elles provenaient de diverses zones du Valanginien dont la zone à Verrucosum.

A cette époque, un réchauffement permettait à de nombreuses ammonites mésogéennes de remonter jusqu'en Allemagne du Nord (KEMPER & WIEDENROTH, 1987 : 322). Au contraire, dès la zone à Trinodosum, ce sont des espèces boréales qui atteignent le Jura : BUSNARDO & THIEULOY (1989 : 118-119) citent *Dichotomites* cf. *dichotomoides* Kemper à la limite supérieure des Marnes à bryozoaires de Sainte-Croix-Colas et soulignent le caractère boréal de la faune d'ammonites des zones à Tridonosum et à Callidiscus. Ainsi *Tholopora neocomiensis* peut être interprétée comme une espèce sténotherme chaude qui aurait atteint la mer jurassienne dans la zone à Verrucosum, zone qui semble correspondre dans le Jura à l'optimum climatique valanginien. Mais le refroidissement enregistré dès la zone à Trinodosum entraîne sa disparition. La rareté des gisements de bryozoaires rattachés à la zone à Verrucosum (deux seulement sont certains) explique alors la rareté de *Th. neocomiensis*. D'autant plus qu'à l'exigence de température pouvaient s'ajouter d'autres exigences comme la profondeur ou la nature du substratum.

CONCLUSION

Tholopora neocomiensis montre que dès le Valanginien existaient des Radioporidae ne différant pas notablement de ceux du Crétacé supérieur. Bien qu'étant le plus ancien des Radioporidae connus, *Tholopora neocomiensis* ne peut être considéré comme moins évolué. Sa brève apparition dans la mer valanginienne du Jura pourrait correspondre à un maximum de température atteint par la mer jurassienne au début du Valanginien supérieur (zone à Verrucosum).

Remerciements

Sans l'utilisation du matériel de la collection Campiche (Musée géologique de Lausanne), cette étude n'aurait pu se faire. M. A. BAUD et M. SEPTFONTAINE m'en ont donné la possibilité. La comparaison entre *Th. neocomiensis* (Canu & Bassler) et *Th. muletiana* (d'Orbigny) a été rendue possible par le prêt des types consenti par le Dr F. J. COLLIER (Smithsonian Institution, Washington) et Mme Y. GAYRARD (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Que tous veuillent trouver ici mes remerciements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOARDMAN, R. S., 1983. — General features of the class Stenolaemata. *In* : R. C. MOORE & R. A. ROBISON, Treatise of Invertebrate Paleontology, part. *G* (1), Bryozoa : 49-125.

BROOD, K., 1972. — Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia. *Acta Univ. Stockholm.*, Stockholm contributions in Geology, **26** : 1-464.

BUSNARDO, R., & J. P. THIEULOY, 1989. — Les ammonites de l'Hauterivien jurassien. Révision des faunes de la région du stratotype historique de l'étage hauterivien. *Mém. soc. neuchât. Sci. nat.*, **11** : 101-147.

CANU, F., & R. S. BASSLER, 1926. — Studies on the cyclostomatous Bryozoa. *Proceed. U.S. natn. Mus.*, Washington, 2593, **67**, art. 21 : 1-124.

DONZE, P., & J. P. THIEULOY, 1975. — Sur l'extrême condensation du Valanginien supérieur dans le Jura neuchâtelois, en particulier dans le stratotype de Valangin, et sa signification dans l'ensemble des formations valanginiennes du Sud-Est de la France. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **280** (2) : 1661-1664.

GREGORY, J. W., 1909. — Catalogue of the fossil Bryozoa in the Department of geology, British Museum (Natural history). The Cretaceous Bryozoa. British Museum edit., London, II : 1-346.

KEMPER, E., & K. WIEDENROTH, 1987. — Klima und Tier-Migrationen am Beispiel der frühkretazischen Ammoniten Nordwestdeutschlands. *Geol. Jb.*, Hannover, **196** : 315-363.

REMANE, J., R. BUSNARDO, J. CHAROLLAIS & J. P. THIEULOY, 1989. — Description de profils dans l'Hauterivien de la région neuchâteloise, du Mont-de-Chamblon aux environs de Ste-Croix (canton de Neuchâtel et de Vaud, Suisse). *Mém. soc. neuchât. Sci. nat.*, **11** : 19-48.

WALTER, B., 1972. — Les bryozoaires néocomiens du Jura suisse et français. *Geobios*, **5** (4) : 277-354.

— 1989. — Au Valangien supérieur, une crise de la faune de bryozoaires : indication d'un important refroidissement dans le Jura. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **74** : 255-263.

PLANCHE I

Tholopora muletiana (d'Orbigny), holotype, coll. d'Orbigny, MNHN, Paris, n° R61580, Aptien, les Croûtes (Aube).

A : × 5; vue générale de la colonie. B : × 10, C : × 15; détail de la surface zoariale.

A : × 5; general view of the colony. B : × 10, C : × 15; detail of zoarial surface.

Tholopora noecomiensis (Canu & Bassler), Valanginien supérieur. Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud).

D : × 10; syntype figuré par CANU & BASSLER, 1926, pl. 25, fig. 13-15; USNM 69874, Smithsonian Institution, Washington. E : × 15; autre syntype montrant mieux l'alignement radial des autozoécies; USNM 69874. F : × 10; colonie subcylindrique; coll. Campiche, Musée géologique Lausanne (=MGL) 51070. G : × 10; vue apicale d'une colonie; l'alignement radial d'autozoécies existe seulement à la périphérie; on remarque les très larges autozoécies dans la partie supérieure droite; MGL 51072. H : × 10; très petite colonie sphérique, l'alignement radial des autozoécies est très peu visible; MGL 51074. I : × 10; colonie subconique; MGL 51068.

D : × 10; syntype figured by Canu & Bassler, 1926, pl. 25, fig. 13-15. E : × 15; another syntype better showing radial lines of autozooecia. F : × 10; subcylindrical colony. G : × 10; apical view of a colony; radial lines of autozooecia exist only in periphery; note the very broad autozooecia in the upper right part. H : × 10; very small spherical colony; radial lines of autozooecia are badly visible. I : × 10; subconical colony.

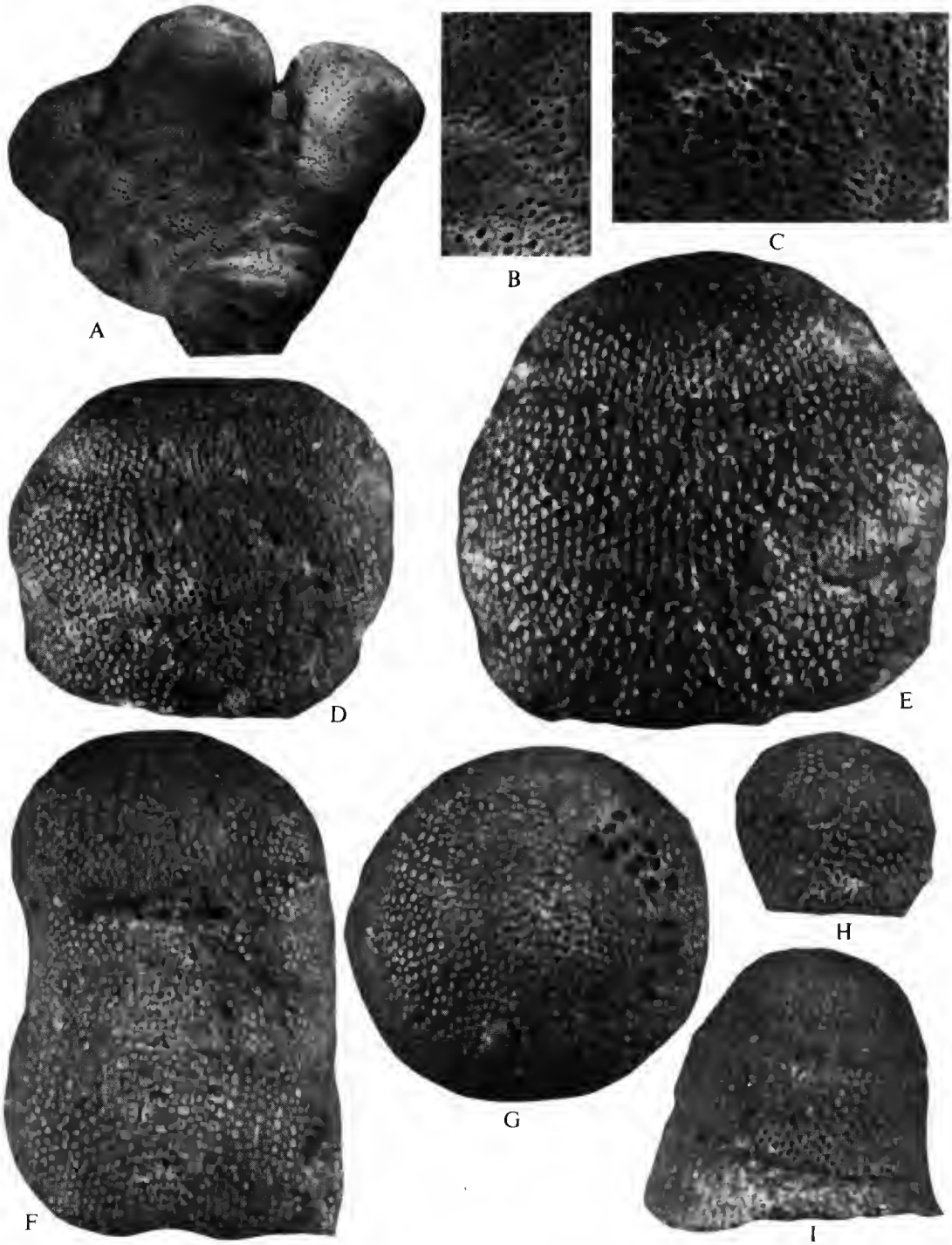


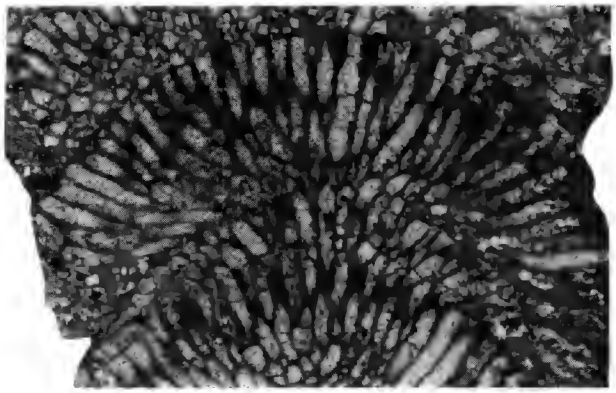
PLANCHE I

PLANCHE II

Tholopora neocomiensis (Canu & Bassler), Valanginien supérieur, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud).

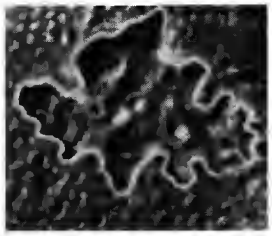
A : × 15; section longitudinale radiale; coll. Campiche, Mus. géol. Lausanne (MGL) 51062. B : × 15; ovicelle, paroi externe non conservée (voir aussi dessin fig. 1 C); MGL 51065. C : × 10; colonie claviforme; MGL 51071. D : × 10; colonie avec développement irrégulier des sous-colonies; MGL 51069. E : × 15; section transversale; la partie axiale est la zone de bourgeonnement des sous-colonies successives, la partie périphérique est la zone d'accroissement latéral de la sous-colonie; MGL 51060.

A : × 15; longitudinal radial section. B : × 15; ovicell, external wall is disappeared (see also drawing fig. 1 C). C : × 10; club-shaped colony. D : × 10; colony with irregular development of sub-colonies. E : × 15; transverse section; the axial part is the budding zone of successive sub-colonies; the peripheral part is the zone of lateral growth of the sub-colony.



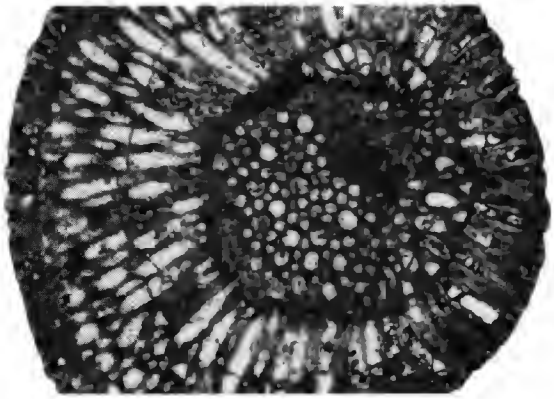
A

C



B

D



E

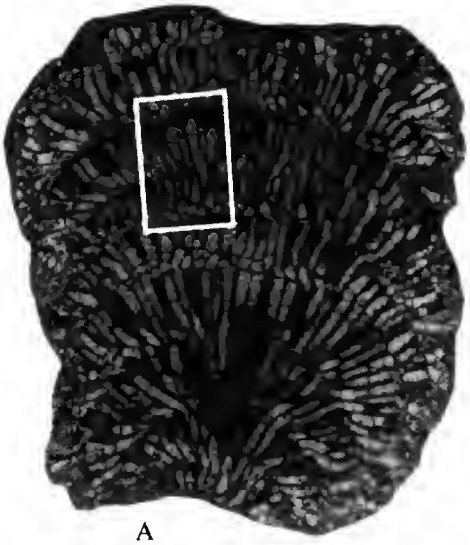
PLANCHE II

PLANCHE III

Tholopora neocomiensis (Canu & Bassler), Valanginien supérieur, Sainte-Croix-Chalet du marais (Vaud).

A : × 10; section longitudinale radiale d'un syntype; les limites des sous-colonies successives sont bien visibles; la partie encadrée est plus grossie figure D; USNM 250081, Smithsonian Institution, Washington. B-C : × 15; deux faces d'un même exemplaire; sur les deux faces on voit l'alignement radial des autozoécies mais sur la face B seulement se trouvent de larges autozoécies; Mus. géol. Lausanne (MGL) 51073. D : × 50; détail de la section longitudinale A; la zoécie montrant des diaphragmes arqués (flèches) a été figurée par BOARDMAN (1983 : fig. 47-3) qui interprète ces diaphragmes comme des parois orificio-vestibulaires successives.

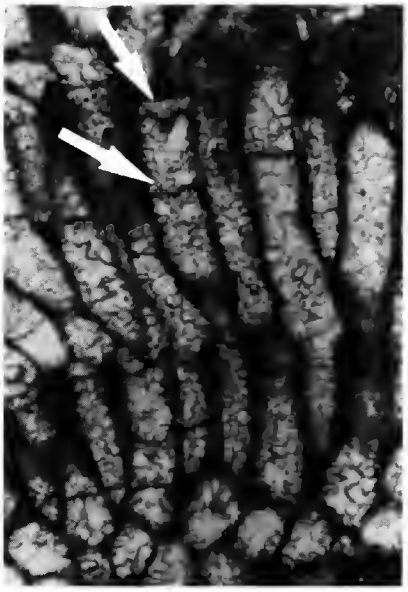
A : × 10; longitudinal radial section of one syntype; limits of successive sub-colonies are well visible; the surrounding part is more enlarged fig. D. B-C : × 15; two sides of one exemplar; on both sides we see the radial lines of autozooecia but broad autozooecia are only on side B. D : × 50; detail of longitudinal section A; the zooecium showing bent diaphragms (arrows) was figured by Boardman (1983 : fig. 47-3) who interpret diaphragms as successives orificial-vestibular walls.



A

B

C



D

PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 1 : 53-83.

Un nouveau spécimen d'*Holonema radiatum* (Placodermi, Arthrodira) du Dévonien moyen de la région d'Oviedo, Espagne

par Hervé LELIÈVRE, Daniel GOUJET et Albrecht HENN

Résumé. — C'est la première fois que les niveaux du Dévonien moyen (Eifélien) de la région d'Oviedo, en Espagne, livrent des restes de Placodermes. Il s'agit du squelette dermique incomplet d'un spécimen attribué à *Holonema radiatum* qui comprend l'arrière d'un toit crânien et une grande partie de la cuirasse thoracique, l'ensemble ayant été trouvé en connexion. La préparation chimique de ce spécimen a permis d'isoler des écailles de type « *Artenolepis golshanii* » que nous rapportons à *Holonema*. Ce spécimen d'*Holonema radiatum* est le premier trouvé dans des niveaux aussi anciens, car jusqu'à présent cette espèce n'était connue avec certitude que dans le Frasnien. Une analyse fonctionnelle de l'articulation dermique des Placodermes est discutée à partir des nouvelles données observées sur ce spécimen.

Abstract. — The first discovery of a placoderm in the Middle Devonian (Eifelian) of the Oviedo area (Spain) is recorded. The specimen has been acid prepared from a bituminous calcareous nodule excavated from the "Las Verdes" series. It is referred to *Holonema radiatum*, which, until now, was only known from the frasnian layers. The specimen is represented by the posterior part of the skull roof in connection with most of the thoracic armour and the extrascapular plates. The *Holonema* specimen is associated with commonly used biostratigraphic invertebrates : conodonts, ammonoids, trilobites. Different types of scales have been also isolated during the acid preparation : some are referred to Acanthodidae, others known as *Artenolepis golshanii* and described in the Frasnian of central Iran and Brittany, France, are definitely attributed to *Holonema*. Some new points concerning the osteology of *Holonema* are presented, they concern the position and relations of the extrascapular plates with the posterior part of the skull-roof and the median dorsal plate which bear an anterior median process. A fonctional analysis of the dermal articulation is given taking into account the new elements brought by the spanish *Holonema*. Its phylogenetic meaning is discussed.

H. LELIÈVRE et D. GOUJET, *Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*
A. HENN, *Geologisch-Paläontologisches Institut Goldschmidt. Str. 3 D. 3400 Göttingen..*

I — INTRODUCTION ET STRATIGRAPHIE
(A. H.)

Le Paléozoïque des Monts Cantabriques du nord de l'Espagne fait partie de l'orogène varisque d'Europe. LOTZE (1945, fig. 1) distingue dans l'épisode varisque d'Espagne six unités inspirées de la zonation que KOSSMAT (1927) avait proposée pour l'Europe centrale. La zone la plus au nord, ou Zone Cantabrique, d'où provient la faune décrite ici, est, entre autre, caractérisée par deux grands types de faciès : celui de Palencia, de la Province de Palencia (cf.

HENN & JAHNKE, 1984), principalement de type pélagique, et celui des Asturies et du Léon, de type principalement néritique. Ces faciès sont séparés par de nombreuses failles. Récemment, l'existence de nappes a été discutée dans le faciès palencien (FRANKENFELD, 1984; HENN & JAHNKE, 1984). Dans cette optique, quelques ouvrages abordent en particulier les structures des environs de Gildar Monto (MAAS & VAN GINKEL, 1983; MARQUINEZ & MARCOS, 1984) dont l'aire d'origine de sédimentation est dans un cas située au nord, alors que dans l'autre elle serait située plutôt au sud.

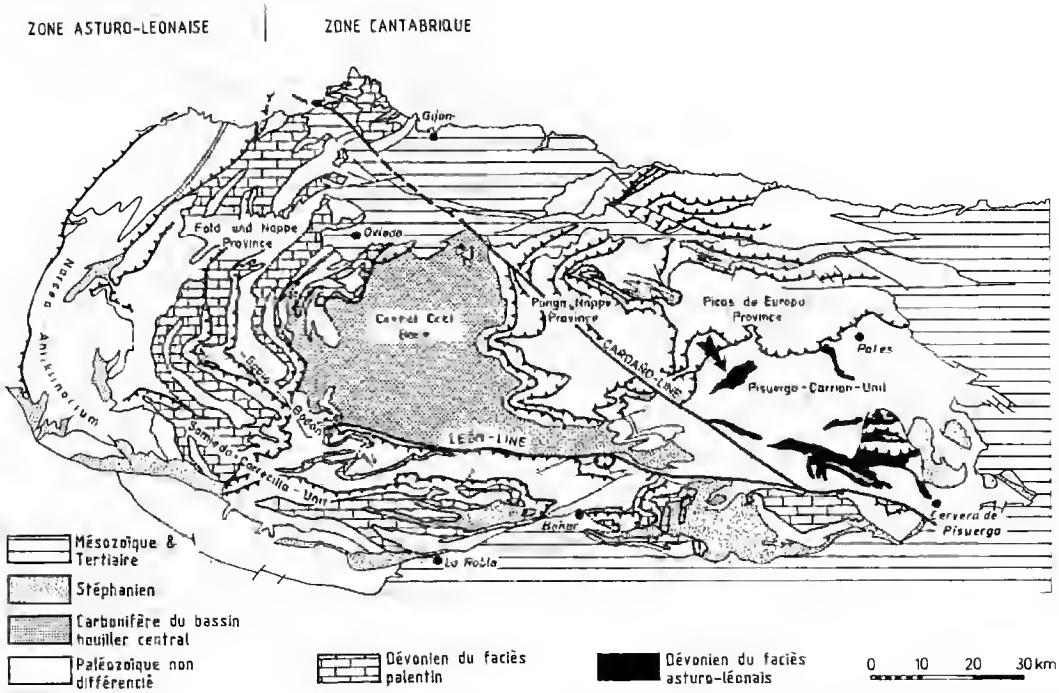


FIG. 1. — Carte géologique simplifiée des Monts Cantabriques. Les sites dévoniens des faciès Palentin et Asturo-Léonais sont indiqués d'après JULIVERT (1971). La direction des transports tectoniques est indiquée selon les informations de JULIVERT (1971).

La biostratigraphie du Silurien et du Dévonien inférieur des séries stratigraphiques des Monts Cantabriques a été établie principalement sur les Brachiopodes, les Trilobites et les Graptolites déterminés par COMTE (1959). Jusqu'à présent, les faunes typiques du faciès de Palencia n'ont pas fait l'objet de publications de détail. Les importants travaux de KULLMAN (1960, 1965) sur les Goniatites et les Rugeux, et ceux de VAN ADRICHEM BOOGAERT (1967) sur les Conodontes doivent néanmoins être signalés. Des données biostratigraphiques précises du sommet du Dévonien inférieur à la base du Dévonien supérieur ont été fournies par HENN (1985). Quant aux Vertébrés inférieurs, outre l'existence du spécimen d'*Holonema radiatum* (HENN, 1985 : 21 ; fig. 40) que nous décrivons ici et de quelques écailles isolées d'Acanthodiens (fig. 2), BLIECK (1982 : 293) et ARBIZU *et al.* (1974) ont signalé quelques restes d'Hétérostracés et la présence de ce spécimen d'*Holonema*, récolté dans un nodule de calcaire bitumineux de la

région de Gildar Monto (fig. 1). La faune associée appartient au membre de La Loma de la base de la Formation Gustalapiedra (JAHNKE *et al.*, 1983, fig. 2). L'un de nous (A. H.) n'était pas sûr de la position stratigraphique exacte de cette faune dans la série de Las Verdes. Surtout parce qu'il existe plusieurs niveaux à nodules calcaires dans la partie supérieure du membre de La Loma (fig. 2), ceux-ci n'ayant livré que des faunes de Conodontes assez pauvres.

Une faune de Conodontes plus complète a été recueillie lors de la préparation du spécimen d'*Holonema* par attaque à l'acide formique dilué, ce qui a permis une datation plus précise. Dans ce lot de Conodontes les espèces suivantes ont été identifiées :

Polygnathus costatus partitus Klapper, Ziegler & Mashkova, 1978
Polygnathus costatus costatus Klapper, 1971
Polygnathus linguiformis pinguis Weddige, 1977
Polygnathus linguiformis linguiformis Hinde, 1879, morphotype
Icriodus struvei Weddige, 1977
Icriodus amabilis Bultynck & Hollard, 1980

Cette faune contient de plus un grand spécimen de *Polygnathus costatus costatus* Klapper 1971, qui présente quelques similitudes avec *Polygnathus pseudofoliatus* Wittekindt, 1966, en particulier dans l'aspect du contour de la plate-forme, l'ornementation et l'esquisse d'un rostre. Cette association de Conodontes couvre les parties moyenne et supérieure de la zone à *Polygnathus costatus costatus*. Elle est probablement un peu plus jeune que celle de l'échantillon 44 (fig. 2) qui contient, entre autre, *Icriodus* aff. *Icriodus werneri* Weddige, 1977. Cette petite forme présente des affinités avec *Icriodus culicellus* Bultynck, 1976, par l'existence d'un long denticule principal. Par ailleurs, l'échantillon 40 (fig. 2) contient :

Icriodus amabilis Bultynck & Hollard, 1980
Icriodus struvei Weddige, 1977
Polygnathus costatus costatus Klapper, 1971
Polygnathus costatus oblongus Weddige, 1977
Nowakia pumilis Alberti, 1978

Selon WEDDIGE (1977 : 341), l'association entre *Polygnathus costatus costatus* Klapper, 1971, et *Polygnathus costatus oblongus* Weddige, 1977, est restreinte à la zone inférieure à *kockelianus* (zone à *australis*). ALBERTI (1978) corrèle la zone à *Nowakia pumilis* avec la « probable upper part of the *kokelianus* zone ». Dans la série-type des calcaires de Ballersbacher, à l'est du Massif schisteux Rhénan, ce taxon apparaît dans la partie supérieure de la zone à *costatus costatus* et atteint la partie supérieure de la zone à *kockelianus* (ALBERTI, 1978, fig. 2 ; WEDDIGE, 1977, fig. 9, tabl. 16). Ces données montrent que le nodule à *Holonema* provient des niveaux de l'échantillon 44.

Dans le membre de La Loma, MONTESINOS LOPEZ (1986) signale la présence des Goniatites *Foordites platypleura* Freck, 1889, et celle de *Werneroceras* cf. *vernarhenanum* Maurer, 1876, et date cette faune de l'Eifélien supérieur, ceci en accord avec les données de HOUSE (1979, fig. 1). Dans les calcaires situés en dessous et au-dessus des niveaux contenant les Goniatites, les échantillons de Conodontes n'ont fourni que peu de spécimens : à un mètre en dessous de ce niveau, nous avons reconnu la présence d'*Icriodus regularicrescens* Bultynck, 1970, et celle d'*Icriodus* aff. *Icriodus arkonensis* Stauffer, 1938 ; à deux mètres au-dessus de ce

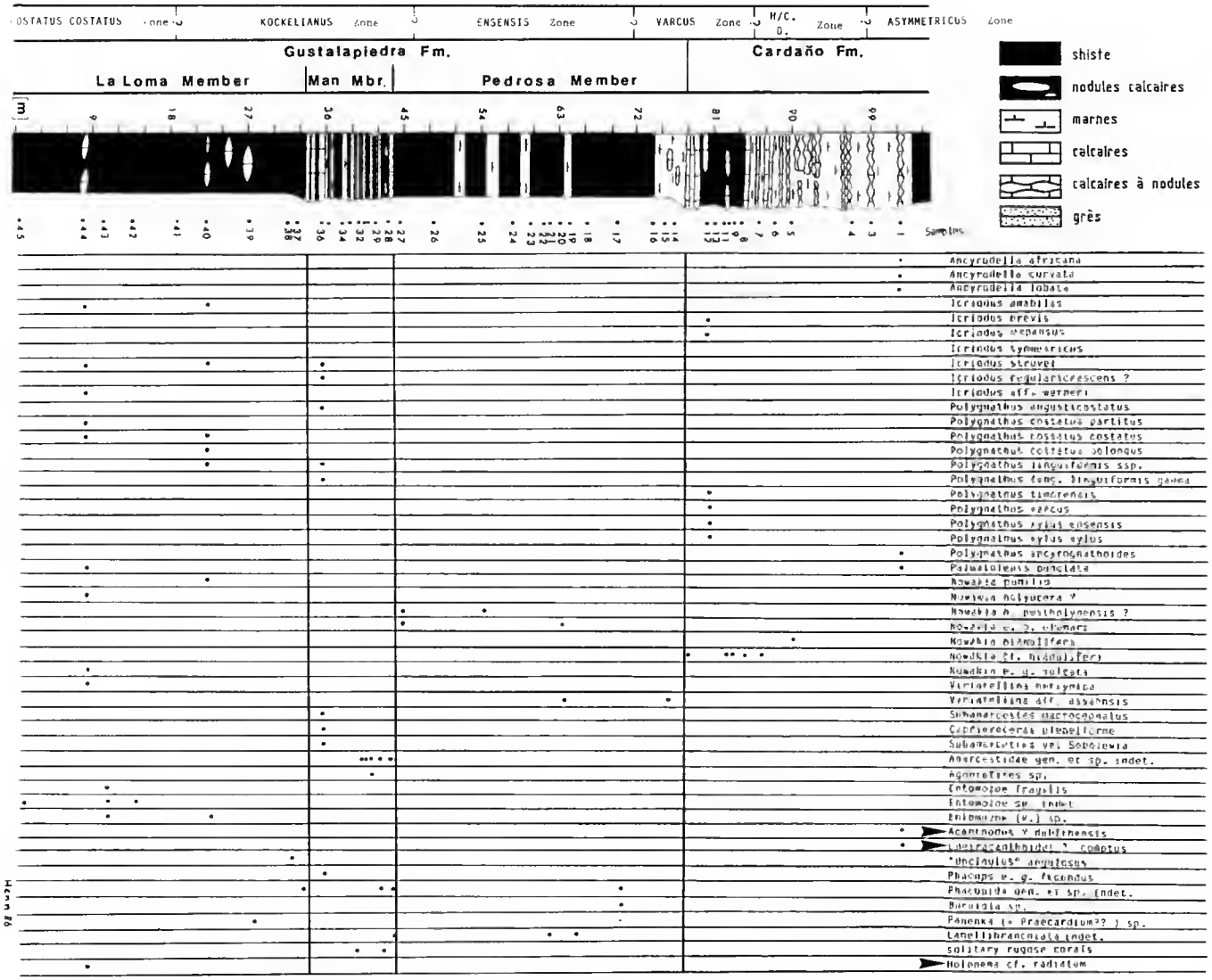


FIG. 2. — Distribution stratigraphique de divers Invertébrés et Vertébrés dans la Série de Las Verdes. Pour informations complémentaires voir HENN (1985 : 90).

même niveau, la présence de *Polygnathus linguiformis pinguis* Weddige, 1977. Ces déterminations indiquent également la partie supérieure de la zone à *costatus costatus*.

HENN et JAHNKE (1984), et HENN (1985) ont montré que des conditions pélagiques se marquaient dès le début du membre de La Loma. Les faunes néritiques se raréfient alors que les organismes pélagiques tels que les Dacryoconarides et de petites cardioconques deviennent de plus en plus abondants dans la formation sous-jacente de Polentinos. Des coprolithes contenant des Dacryoconarides et les valves jointes de petites cardioconques indiquent des conditions de milieu calme.

Ces données sont tirées d'observations faites sur du matériel récolté dans le Sud, dans l'anticlinal de Polentinos au nord-ouest de Cervera de Pisuerga, car la base du membre de La Loma n'est pas exposée dans la région de Gildar Monto. Il n'y a aucune indication d'activité de courant comme, par exemple, des alignements parallèles de Dacryoconarides.

Hormis la faunule de Conodontes, les résidus d'attaque acide du nodule à *Holonema* contenaient également des Ostracodes silicifiés de l' « écotype de Thuringe » (*Tricorina* (*Bohemia*) sp., *Xystiuotus*? sp., *Ctenoluculina*? sp., *Semibolbina*? sp., *Aechumina*? sp. et Primitiopsidae indét., quelques Brachiopodes Inarticulés (Orbiculoideinae et Acrotretidae) et des restes fragmentaires de Trilobites. La valeur biostratigraphique des Ostracodes est limitée à cause de la grande extension stratigraphique de certains des genres présents.

La prédominance des Conodontes Polygnathides (82 %) et des Ostracodes de « l'écotype de Thuringe » indique les conditions de vie d'un milieu non agité. Ceci est confirmé par la faune des schistes noirs qui composent les sédiments autour des nodules calcaires (des Dacryoconarides aplatis lors de la diagenèse, des Entomozoes) et par la parfaite conservation de la cuirasse d'*Holonema radiatum*. Cependant, l'environnement n'était pas impropre à la vie d'organismes benthiques puisque certains nodules contenaient de nombreux Térébratulides et qu'*Holonema* était sans conteste une forme nectobenthique.

Dans ce cas, des conditions pélagiques n'impliquent pas nécessairement une plus grande profondeur d'eau. Même si les indicateurs d'environnement calme sont mieux connus, plus au sud, le grand nombre de spécimens de *Skolithos* du membre Man susjacent (fig. 2; HENN, 1985, fig. 10) montre de petites différences morphologiques. Un environnement récifal peut être reconnu dans la coupe type du membre Man de l'anticlinal de Polentinos par les structures sédimentaires de *Skolithos* (marques d'obstacles, couches lenticulaires et stratifications entrecroisées).

LISTE DES ABRÉVIATIONS

aa : angulation antérieure; *a. c. AMV* : aire de contact de la plaque médiane ventrale antérieure; *ADL* : plaque dorsolatérale antérieure; *a. pl* : angle postérolatéral de la plaque médiane ventrale antérieure; *AVL* : plaque ventrolatérale antérieure; *b. pect* : bord pectoral de la plaque ventrolatérale antérieure; *c. art* : condyle articulaire; *c. end. i* : canal endolymphatique interne; *c. occ* : commissure sensorielle occipitale; *d. end* : ouverture externe du canal endolymphatique; *dp. cr. pbr* : dépression pour la crête postbranchiale de la plaque latérale antérieure; *ep. pnu* : épaississement paranuchal; *Ese* : plaque extrascapulaire; *f. art* : fosse articulaire; *f. cuc* : fosse cucullaire; *f. inu* : fossette infranuchale de la plaque nuchale; *f. part* : fosse para-articulaire; *f. pect* : fenêtre pectorale; *f. pr. svg* : fosse par le processus endocrânien supravagal; *f. sb. nu* : fosse subnuchale; *g. pt* : gouttière postérieure de la plaque nuchale; *l. part* : lame ou processus para-articulaire; *l. s. d* : ligne sensorielle dorsale de la plaque dorsolatérale antérieure; *l. s. v* : ligne sensorielle ventrale de la plaque dorsolatérale antérieure; *MD* : plaque médiane dorsale; *Nu* : plaque nuchale; *PDL* : plaque dorsolatérale postérieure; *PMV* : plaque médiane ventrale

postérieure ; *PNu* : plaque paranuchale ; *pr. ant* : processus antérieur de la plaque nuchale ; *pr. m. ant* : processus médian antérieur de la plaque médiane dorsale ; *pr. obst* : processus obstantique ; *pr. pt* : processus postérieur de la plaque nuchale ; *PVL* : plaque ventrolatérale postérieure ; *r. ant* : ride antérieure ; *s. c. AMV* : surface de contact de la plaque médiane ventrale antérieure ; *s. c. C* : surface en contact avec la plaque centrale ; *s. c. Esc* : surface en contact avec la plaque extrascapulaire ; *s. c.Il* : surface de contact avec la plaque interolatérale ; *s. c. PMV* : surface de contact avec la plaque médiane ventrale postérieure ; *s. c. PNu* : surface de contact avec la plaque paranuchale ; *s. c. Sp* : surface de contact avec la plaque spinale ; *s. l. p.* : sillon sensoriel latéral principal ; *s. m. ant* : sillon médian ; *s. r. ADL* : surface recouverte par la plaque dorsolatérale antérieure ; *s. r. AL* : surface recouverte par la plaque latérale antérieure ; *s. r. AVL* : surface recouverte par la plaque ventrolatérale antérieure ; *s. r. Esc* : surface recouverte par la plaque extrascapulaire ; *s. r. Nu* : surface recouverte par la plaque nuchale ; *s. r. PDL* : surface recouverte par la plaque dorsolatérale postérieure ; *s. r. PVL* : surface recouverte par la plaque ventrolatérale postérieure ; *s. r. PNu* : surface recouverte par la plaque paranuchale ; *s.s. v* : sillon sensoriel ventral de la plaque ventrolatérale antérieure.

II — ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE
(H. L. & D. G.)

Nous n'avons pas jugé nécessaire de créer un nouveau nom d'espèce pour ce spécimen d'*Holonema* d'Espagne, bien qu'il s'agisse de l'un des mieux conservés parmi les formes rapportées à *Holonema radiatum* et en dépit du fait qu'il ait été trouvé dans des niveaux plus anciens que l'espèce de référence. En effet, sa morphologie est très proche de celle décrite pour les spécimens du Frasnien d'Iran (Lelièvre *et al.*, 1981) et d'Estonie (Obruchev, 1932), notamment par la présence du processus antérieur de la plaque médiane dorsale ; mais c'est la première fois qu'un spécimen d'*Holonema radiatum* est trouvé en connexion. Le matériel se compose de l'arrière d'un toit crânien qui comprend les plaques nuchale (*Nu*), paranuchales droite et gauche (*PNu*), et extrascapulaires droite et gauche (*Esc*). L'ensemble est articulé à la plaque médiane dorsale (*MD*) et aux deux plaques dorsolatérales antérieures (*ADL*) ; des fragments de plaques dorsolatérales postérieures (*PDL*) ont également été préparés. Le plastron ventral est connu par une plaque ventrolatérale antérieure droite (*AVL*), par la plaque médiane ventrale postérieure (*PMV*) ainsi que par un fragment de la région antérieure de la plaque ventrolatérale postérieure droite (*PVL*). Ces plaques n'ont subi que peu ou pas de déformation ce qui nous a permis, à partir d'un moulage de l'ensemble des éléments, de reconstituer partiellement la cuirasse en trois dimensions (pl. I, A-C) et de corriger, entre autre, la position des plaques extrascapulaires par rapport à la reconstitution que Miles (1971, fig. 31 A) avait proposée pour *Holonema westolli*. D'autre part, dans la microfaune recueillie lors de la préparation du spécimen, nous avons identifié des écailles d'*Artenolepis golshanii* (pl. IV) semblables à celles décrites par Janvier (1974, pl. V) et que nous avions aussi signalées dans la faune du Frasnien inférieur de Bretagne occidentale (Lelièvre *et al.*, 1983, pl. 2, fig. 1 A-C ; 2) en les considérant comme des écailles d'*Holonema*. Notre hypothèse est ainsi confirmée par cette nouvelle association. Toutefois, cette découverte infirme notre proposition qui était de considérer *Artenolepis* comme caractéristique du Frasnien inférieur puisque le spécimen d'*Holonema* d'Espagne est, lui, daté de l'Eifélien.

LE TOIT CRÂNIEN (fig. 3, 4, 5; pl. I, A-C; II, D, E, H)

La plaque nuchale (*Nu*) : Elle est quasi complète. Son contour est pentagonal. Dans la région antérieure, il existe un processus (*pr. ant*) peu marqué qui correspond à l'angulation antérieure chez *Holonema westolli* (MILES, 1971; fig. 27 A) et chez *Deirosteus abbreviatus* (HUSSAKOF & BRYANT, 1918; pl. 19, fig. 2). Dans la région postérieure le processus postérieur est simple en vue dorsale (*pr. pt*) comme chez *Holonema radiatum* d'Union soviétique (OBRUCHEV, 1932; pl. 5, fig. 1-2) ou *Holonema* cf. *radiatum* d'Iran (LELIÈVRE *et al.*, 1981, fig. 11, 13, 14 B); ce processus semble plus souvent bifide chez *Holonema westolli* d'après MILES (1971 : 125; fig. 27 A-D). Les bords postérieurs, qui composent la lame postérieure descendante, portent la surface de recouvrement pour les plaques extrascapulaires (*s. c. Esc*). Ces bords forment un angle plus fermé que chez *Holonema westolli* et plus proche de celui observé chez *Holonema* cf. *radiatum* d'Iran ou *Holonema* sp. de l'Eifélien de Khush Yeilagh (BLIECK *et al.*, 1980; fig. 4 F1-F2).

En vue viscérale, les surfaces de recouvrement sont très étendues surtout celle pour la plaque paranuchale (*s. c. PNu*) qui comporte dans sa région antérieure une petite ride bien marquée (*r. ant*). Deux petites surfaces de contact pour les plaques centrales (*s. c. C*) flanquent le processus antérieur. Dans la région postérieure deux crêtes convergent vers le processus postérieur et délimitent une gorge peu profonde (*g. pt*). Selon cette vue le processus postérieur apparaît bifide comme celui de la plaque nuchale d'*Holonema westolli* (MILES, 1971, fig. 27 B, 53). Les fosses infranuchales (*f. inu*) sont bien marquées et séparées médialement; leur bord postérieur est surélevé surtout dans sa région médiale où il émet un processus arrondi alors que, vers l'avant, elles s'ouvrent directement sur la surface viscérale de la plaque. L'épaississement nuchal est peu marqué si on le compare au développement de son homologue chez d'autres Brachythoraci tels que *Dunkleosteus intermedius* (HEINTZ, 1932; fig. 13) ou *Harrytoombsia elegans* (MILES & DENNIS, 1979; fig. 7 B). Mais surtout il n'est pas développé sur toute l'étendue de l'arche occipitale et n'est en fait visible que sous les plaques paranuchales où il porte les fosses articulaires.

Sur le bord postérieur de la plaque nuchale, une crête très fine rejoint le processus postérieur et délimite dorsalement la surface de contact pour les plaques extrascapulaires (fig. 4 A).

La plaque paranuchale (*PNu*) : A l'exception de leur région antérieure les deux plaques droite et gauche sont bien conservées et le détail est fin. En vue dorsale, les sillons sensoriels ne sont visibles que sur une petite partie de leur trajet. La ligne sensorielle principale (*s. l. p.*) est un sillon profond, alors que la commissure occipitale reste très superficielle. L'ouverture pour le canal endolymphatique est dédoublée médialement et donne dans une petite fosse (*d. end*). Seule, la surface de recouvrement pour la plaque nuchale est conservée (*s. r. Nu*); celle pour la plaque centrale ne l'est pas. C'est une surface plus étendue qu'elle ne l'est chez *Holonema westolli*. Le recouvrement avec la plaque nuchale comporte un recessus profond occupé par la surface de recouvrement latérale de la plaque nuchale, selon un schéma précisé par MILES (1971, fig. 5). Dans sa partie antérieure, la surface de contact pour la plaque nuchale présente des rides fortement marquées et dont l'empreinte est visible sur la face viscérale de la plaque nuchale (*r. ant*). La lame para-articulaire (*l. part*) est bien développée et sa surface est composée par de l'os criblé; l'angle postérolatéral est bien marqué, mieux qu'il ne l'est chez *Holonema* cf. *radiatum* (LELIÈVRE *et al.*, 1981, fig. 14 D).

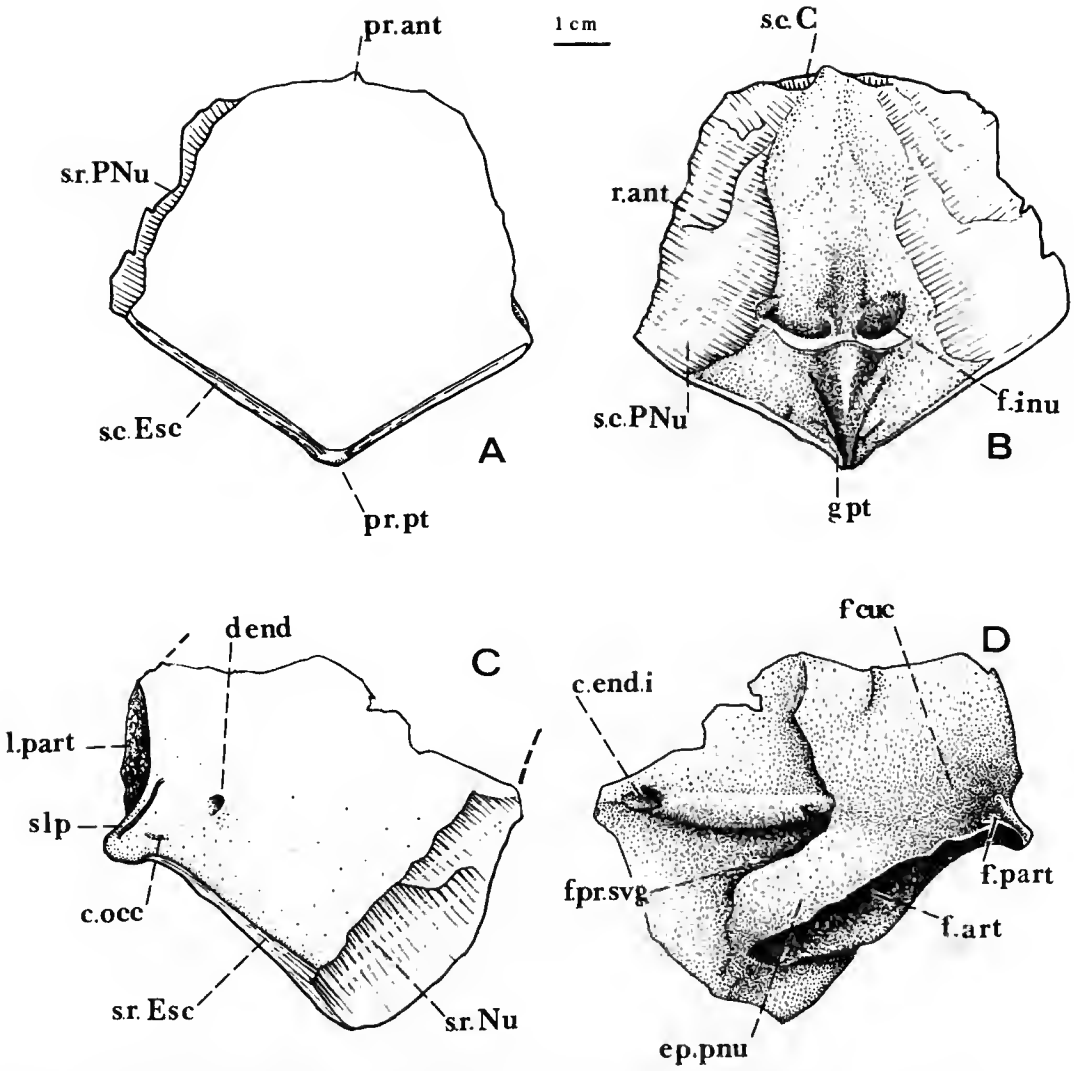


FIG. 3. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Plaque nuchale en vues dorsale (A), et viscérale (B). Plaque paranuchale gauche en vues dorsale (C), et viscérale (D).

En vue viscérale, c'est essentiellement la région articulaire qui est bien conservée. L'ouverture interne du canal endolymphatique (*c. end. i*) est large; celui-ci fait saillie sur la surface de la plaque, son trajet est court; cette disposition évoque celle de *Dicksonosteus arcticus* (GOUJET, 1984, fig. 32). Il se dirige ensuite vers la fosse pour le processus supravagal (*f. pr. svg*). La fosse cucculaire (*f. cuc*) est peu étendue et sa surface est régulièrement concave; latéropostérieurement une légère crête marque la limite antérieure d'une petite dépression para-articulaire (*f. part*). L'épaississement paranuchal (*ep. pnu*), homologue de la région

latérale de l'épaississement nuchal postérieur des Eubrachythoraci, porte la fosse articulaire (*f. art*). Celle-ci est allongée transversalement; son bord dorsal est mieux marqué médialement qu'il ne l'est latéralement, là où il rejoint l'angle postérolatéral du toit crânien. Le bord ventral de la fosse articulaire rejoint également ce point, de même que le bord postérieur de la lame para-articulaire. Ces deux bords délimitent la petite fosse para-articulaire de forme triangulaire, assez profonde et de signification inconnue (*f. part*, fig. 3 D, 4 A). La moitié médiale de la fosse articulaire est surmontée par la fosse subnuchale (*f. sb. nu*) profonde qui s'ouvre médialement vers la surface viscérale de la plaque nuchale. Le bord postérieur de la plaque paranuchale est recouvert par la plaque extrascapulaire (*s. r. Esc*).

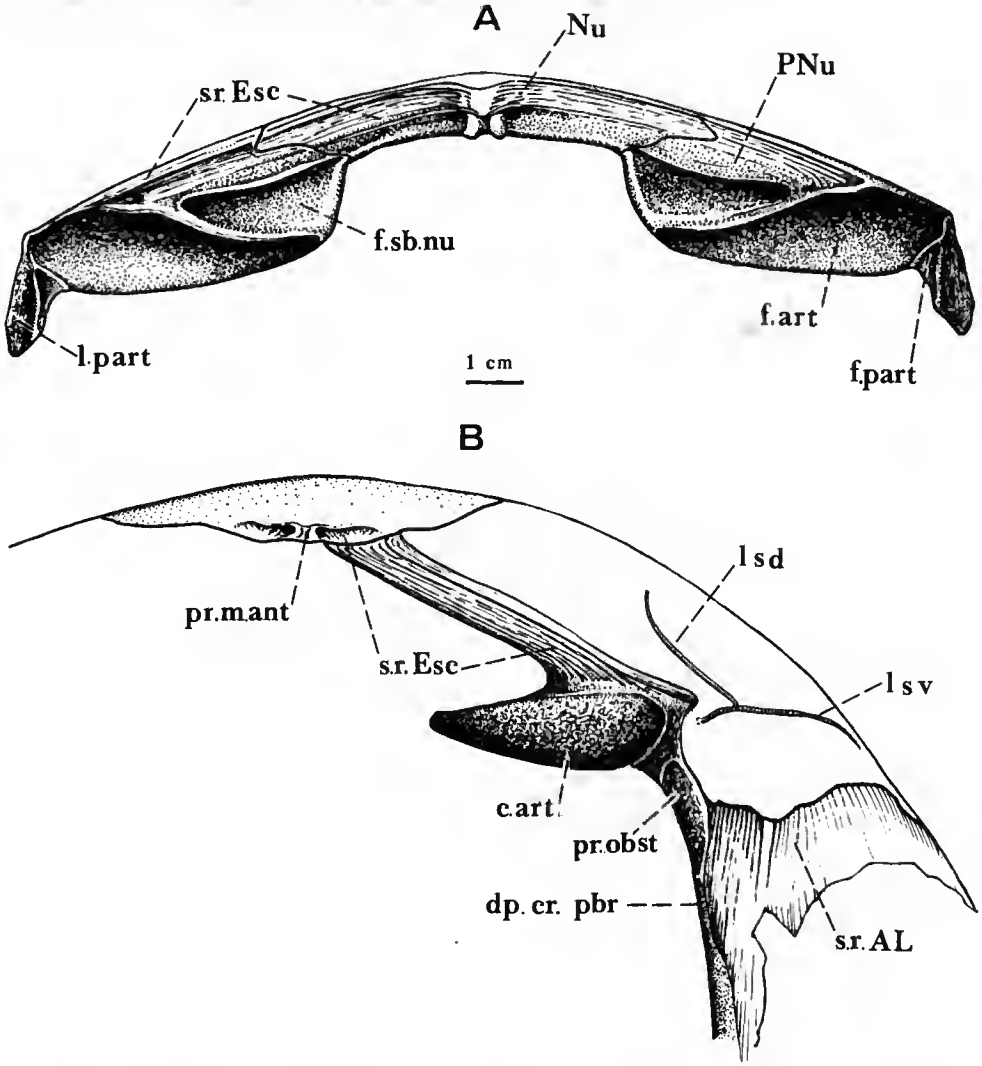


FIG. 4. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Toit crânien en vue postérieure (A), cuirasse thoracique en vue antérieure (B).

Les plaques extrascapulaires (*Esc*, pl. III, F, G) : Les deux plaques sont complètes et la plaque gauche comporte un petit élément surnuméraire. Leur surface dorsale est ornementée et traversée par une commissure sensorielle occipitale (*c. occ*) dont le trajet sur la plaque droite est interrompu. Il existe entre ces deux plaques une surface de recouvrement développée sur la plaque droite. Deux courtes surfaces de recouvrement sont partagées avec la plaque médianc dorsale, de chaque côté du processus médian antérieur (*pr. m. ant*, fig. 6 B) de cette dernière.

La face viscérale porte une crête arrondie où le centre de radiation occupe une position médiane. MILES (1971, fig. 31 A) a proposé une reconstitution de la position des plaques extrascapulaires par rapport au bord postérieur du toit crânien; mais, d'après nos observations sur le spécimen d'Oviedo (pl. I), il a inversé leur orientation. Il a figuré une plaque droite en position gauche.

La description des plaques du toit crânien d'*Holonema* d'Espagne fait apparaître que ce spécimen est plus proche d'*Holonema radiatum* d'Union soviétique et d'Iran que d'*Holonema westolli*. Mais, le seul caractère que nous ayons pu mettre en évidence, compte tenu du matériel conservé, est l'absence de processus postérieur bifide de la plaque nuchale bien que ce soit aussi le cas chez *Holonema rugosum*. Il reste que la signification de ce caractère est difficile à apprécier. Les autres différences, plus modestes, sembleraient plutôt liées à une variation individuelle.

LA CUIRASSE DU TRONC (fig. 4 B, 5, 6, 7, 8, 9; pl. I; II A-C, H; III A-E)

La plaque médiane dorsale (*MD*) : Seuls les deux tiers antérieurs, environ, en sont conservés. Son contour est celui que l'on connaît chez les autres espèces d'*Holonema* : c'est une plaque très allongée dont les bords latéraux sont légèrement ondulés. Comme chez *Holonema radiatum* (OBRUCHEV, 1932, fig. 5, 26) ou *Holonema* cf. *radiatum* d'Iran (LELIÈVRE *et al.*, 1981, fig. 17 B, 18 A-C; pl. 2, fig. 4), le bord antérieur de cette plaque développe un processus médian antérieur (*pr. m. ant*) qui s'intercale entre les plaques extrascapulaires. Contrairement à ce que nous avions indiqué, il ne s'agit pas d'un recouvrement avec les plaques dorsolatérales antérieures (LELIÈVRE *et al.*, 1981 : 698).

Sur la face viscérale, les surfaces de recouvrement correspondent d'avant vers l'arrière à celle pour la plaque dorsolatérale antérieure (*s. r. ADL*), puis à celle pour la plaque dorsolatérale postérieure (*s. r. PDL*). La région médiane de la plaque est marquée par une légère crête, étirée antéropostérieurement, qui se transforme vers l'arrière en un sillon. Aucune empreinte arrondie n'a été observée comme c'est le cas chez *Holonema* cf. *radiatum* d'Iran (LELIÈVRE *et al.*, 1981, fig. A, C1).

La plaque dorsolatérale antérieure (*ADL*) : Les deux plaques sont conservées; quoique incomplètes, leur contour général peut cependant être reconstitué; il évoque celui d'*Holonema westolli* et d'*Holonema radiatum*, avec un bord ventral plus long que le bord dorsal. Deux surfaces de recouvrement sont visibles, dorsalement pour la plaque médiane dorsale et ventralement pour la plaque latérale antérieure (*s. r. AL*). Dans la région antérieure de cette surface de recouvrement, un profond sillon orienté verticalement constitue en fait un recouvrement pour l'épaississement postbranchial de la plaque latérale antérieure (*dp. cr. pbr*; fig. 4 B). Les sillons sensoriels sont plus nettement visibles sur la plaque gauche et le trajet de

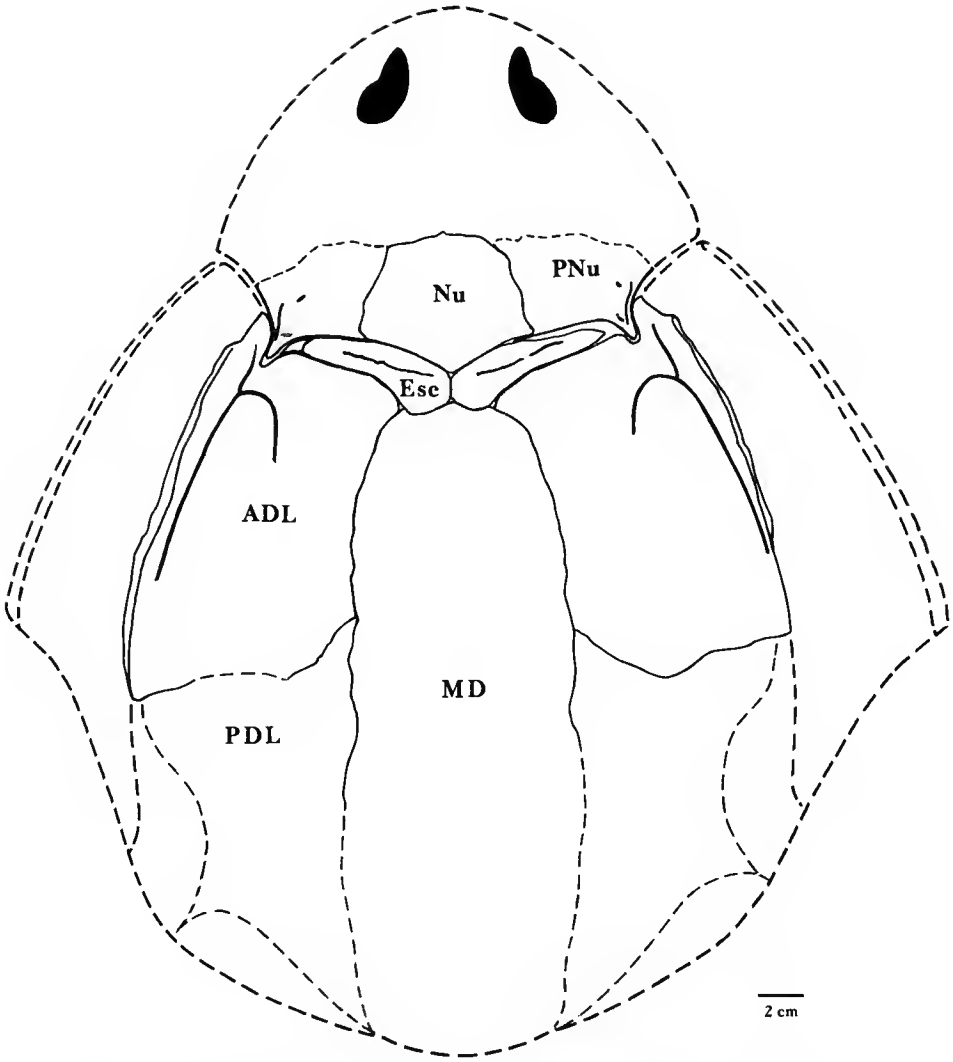


FIG. 5. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Reconstitution du spécimen conservé en vue dorsale.

la ligne sensorielle ventrale (*l. s. v*), sinueux, longe le bord ventral de la surface externe ornementée. C'est une disposition que l'on retrouve également chez les Coccosteidae. Le sillon sensoriel dorsal (*l. s. d*) décrit une courbe bien accusée, typique des plaques dorsolatérales antérieures des Holonématides.

En vue viscérale, la surface est lisse excepté en arrière du condyle articulaire où elle est ridulée. Le bord postérieur de la plaque est marqué par la surface de contact avec la plaque dorsolatérale postérieure. En vue antérieure, le condyle articulaire est très allongé et pincé à

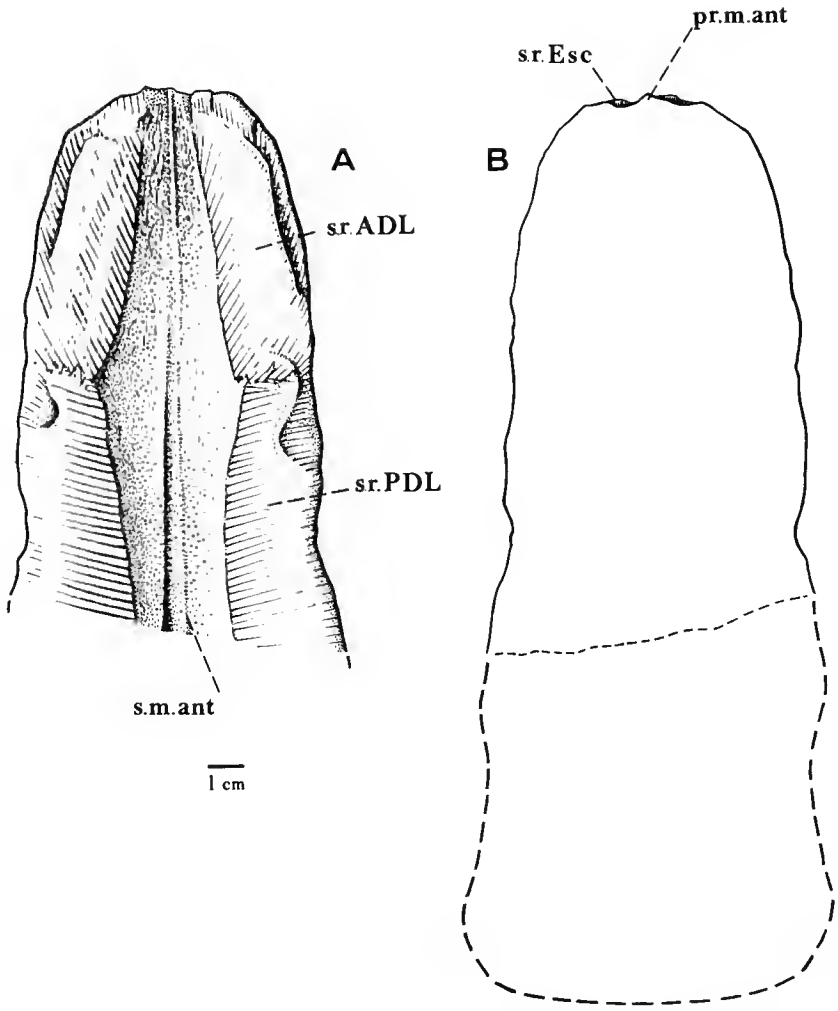


FIG. 6. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Plaque médiane dorsale en vue viscérale (A), reconstituée en vue dorsale (B).

son extrémité la plus médiale. Plus ventralement, le processus obstantique (*pr. obst*), de forme ovale et dont la surface se compose d'os criblé, s'articule contre la face externe du processus para-articulaire de la plaque paranuchale. Au-dessus du condyle articulaire, une surface étroite, marquée par une crête fine, comparable à celle déjà observée sur le bord postérieur de la plaque nuchale, constitue dans sa partie dorsale la surface de contact pour la plaque extrascapulaire (*s. r. Esc*). Celle-ci se prolonge jusqu'à l'extrémité latérale du condyle articulaire, dans un petit recessus subarticulaire.

La plaque dorsolatérale postérieure (*PDL*) : Elle est très mal conservée. Nous n'avons recueilli qu'un fragment du bord dorsal antérieur de la plaque gauche, et celle de droite n'est connue que par un fragment un peu plus long mais très érodé. Chacun comporte la surface de recouvrement pour la plaque dorsolatérale antérieure et celle pour la plaque médiane dorsale.

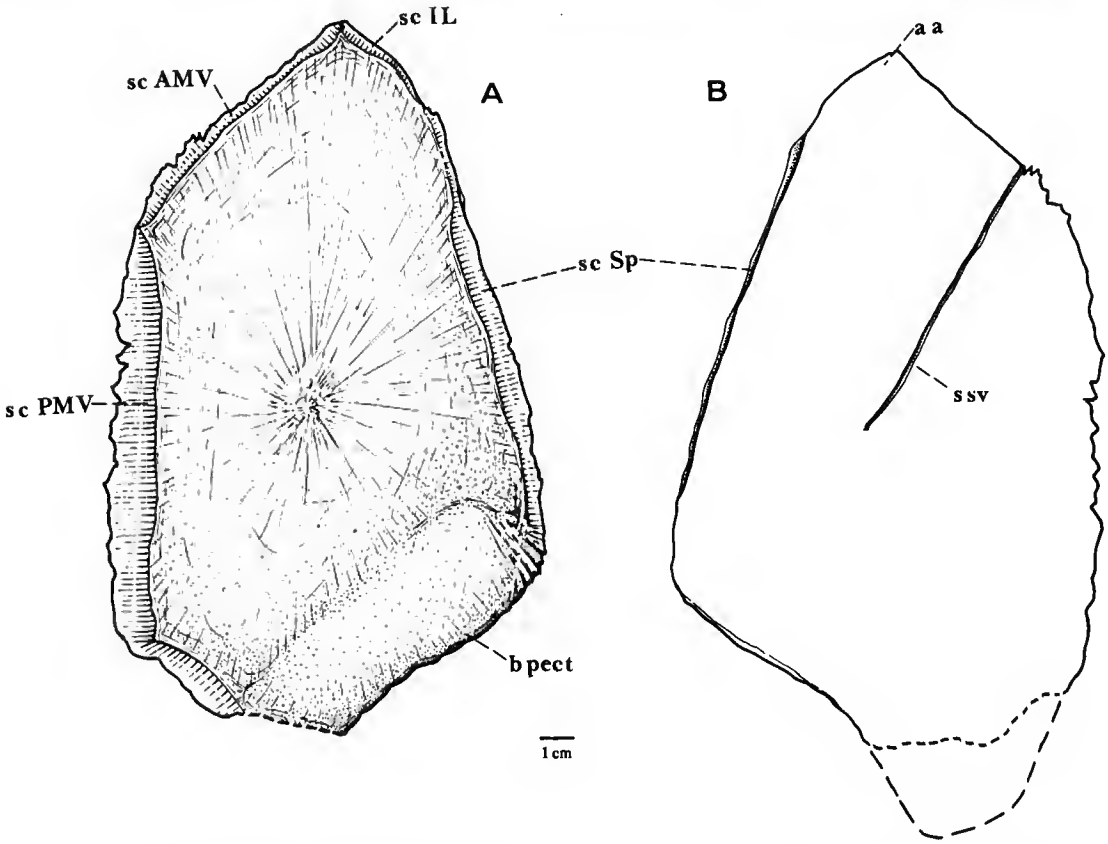


FIG. 7. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Plaque ventrolatérale antérieure gauche en vues viscérale (A), et dorsale (B).

La plaque ventrolatérale antérieure (*AVL*; fig. 7 A, B) : Seule la plaque droite est conservée et elle est pratiquement complète puisqu'il n'en manque que l'extrémité postérieure. C'est un plaque peu épaisse, plane dans ses régions antérieure et moyenne; latéralement la région postérieure est légèrement relevée au niveau de la fenêtre pectorale (*b. pect*). La face externe porte le sillon sensoriel ventral (*s. s. v*) de direction oblique. Le bord antérieur (*aa*) est angulé, plus nettement que chez *Holonema westolli* (MILES, 1971, fig. 88). A ce propos, il semble que la plaque ventrolatérale antérieure de *Rhenonema eifeliense* figurée par GROSS (1933, fig. 12 B) soit mal orientée et que l'angle postérieur soit en fait l'angle antérieur. Ainsi réorientée, la plaque ventrolatérale antérieure de *Rhenonema* apparaît très proche de celle

d'*Holonema radiatum*. Le bord spinal (*s. c. Sp*) est long, nettement plus que le bord pectoral (*b. pect*), ce qui donne un rapport estimé de la longueur du bord spinal à la longueur totale supérieur à celui d'*Holonema westolli*. Cette différence souligne celle qui existe dans les proportions que l'on observe entre la plaque ventrolatérale antérieure d'*Holonema westolli* et l'*Holonema radiatum* d'Espagne.

Sur la face viscérale, plusieurs surfaces de contact sont visibles : dans la région antéromédiale, la surface de contact pour la plaque médiane ventrale antérieure (*s. c. AMV*), puis celle pour la plaque médiane ventrale postérieure (*s. c. PMV*) ; sur le bord antérolatéral, la surface de contact pour la plaque interolatérale (*s. c. IL*) puis, antérolatéralement, celle pour la plaque spinale (*s. c. Sp*) qui est également visible en vue dorsale (fig. 8). Faisant suite à cette surface, la marge pectorale est légèrement creuse et marquée par un bourrelet de la surface ornementée.

La plaque ventrolatérale postérieure (*PVL*, fig. 8 C) : Seul un fragment de sa région antérieure est conservé ; il porte la surface recouverte par la plaque médiane ventrale antérieure (*s. r. AVL*).

La plaque médiane ventrale postérieure (*PMV*, fig. 8 A, B) : Cette plaque est complète. Elle est allongée et la surface externe ornementée a un contour pentagonal allongé. Le bord latéral est long, ce qui se traduit par une position très reculée de l'angle postérolatéral (*a. pl*) et par un bord postérolatéral court. Ces dispositions anatomiques marquent de nouveau une nette différence avec *Holonema westolli* (Miles, 1971, fig. 90 A). Les surfaces de recouvrement sont bien conservées : antérieurement celle pour la plaque médiane ventrale antérieure (*a. c. AMV*), latéralement celle pour la plaque ventrolatérale antérieure (*s. r. AVL*) et postéroventralement celle pour la plaque ventrolatérale postérieure (*s. r. PVL*). La surface viscérale est plane et le centre de radiation de l'os occupe une position centrale.

Cette plaque rappelle, dans ses proportions et par l'engrenage de la surface de contact avec la plaque médiane ventrale antérieure, celle d'*Holonema radiatum*, bien qu'incomplète (Obruchev, 1932 ; fig. 4). En revanche, chez *Holonema rugosum* (Newberry, 1889, pl. 17, fig. 2) et chez *Holonema westolli*, cette dernière disposition est formée par une véritable surface plane et non pas par une « fente » de recouvrement (*a. c. AMV*).

En conclusion le bon état de conservation des plaques de la cuirasse du tronc du spécimen d'*Holonema radiatum* d'Espagne souligne quelques différences importantes avec *Holonema westolli*, parmi lesquelles :

— la plus grande longueur du bord spinal de la plaque ventrolatérale antérieure du spécimen d'Espagne ;

— la forme de la surface ornementée de la plaque médiane ventrale postérieure mais surtout la disposition du contact avec la plaque ventrolatérale antérieure ;

— la présence du processus antérieur de la plaque médiane dorsale, qui pourrait constituer une autapomorphie d'*Holonema radiatum* ;

— l'ouverture pectorale probablement plus petite ;

— la forme étirée et pincée du condyle articulaire.

Ces différences avec *Holonema westolli* sont des traits qui suffisent à constituer une définition d'*Holonema radiatum*.

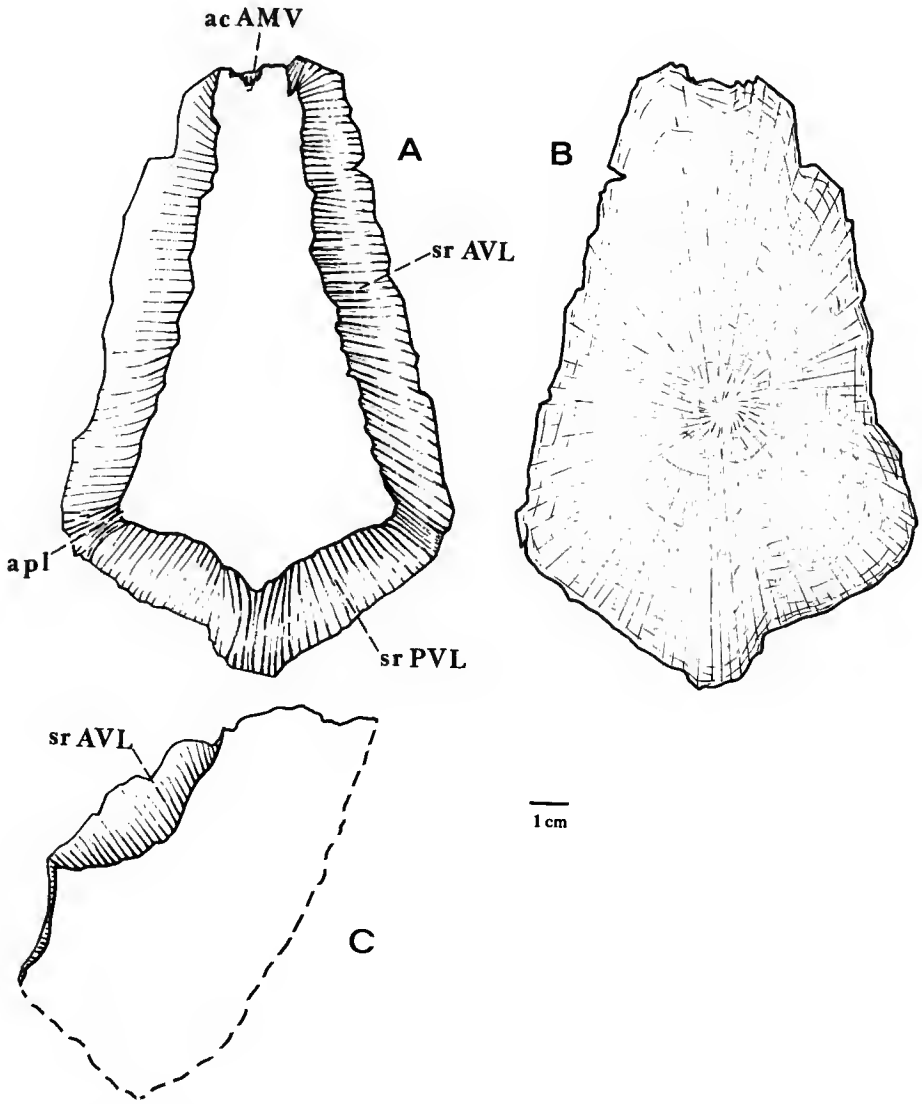


FIG. 8. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Plaque médiane ventrale postérieure en vue dorsale (A), en vue viscérale (B) ; plaque ventrolatérale postérieure gauche incomplète en vue dorsale (C).

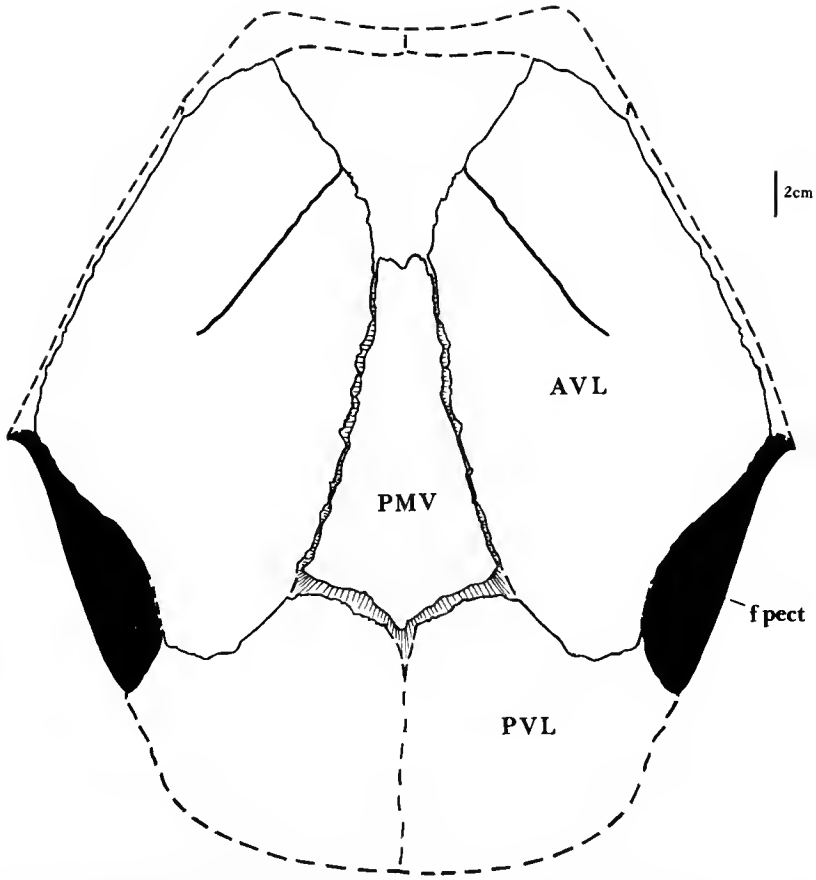


FIG. 9. — *Holonema radiatum* Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Essai de reconstitution du plastron ventral de la cuirasse thoracique en vue externe.

III — DISCUSSION SUR LA PHYLOGÉNIE DES HOLONEMATIDAE

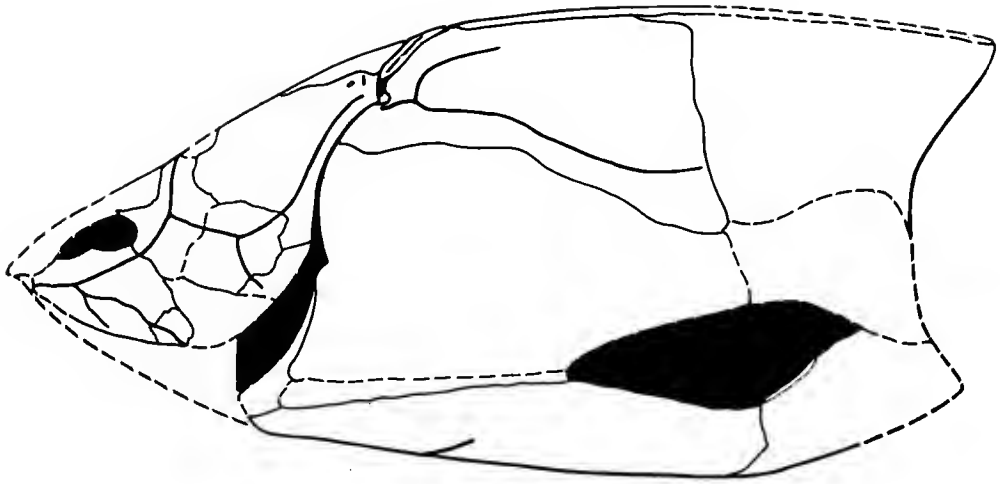
Des restes plus ou moins fragmentaires rapportés au genre *Holonema* ont été signalés dans beaucoup de gisements dévoniens, sur tous les continents à l'exception de l'Amérique du Sud. La présence d'*Holonema* est confirmée dans la Province du Yunnan, en Chine (observation personnelle). Bien qu'ils soient aisément reconnaissables grâce à leur ornementation ridulée, les nombreuses découvertes de restes d'*Holonema* n'avaient pas conduit jusqu'à ces dernières années à une bonne connaissance de ce genre. C'est tout d'abord la description d'*Holonema radiatum*, du Frasnien d'Union soviétique, qui fit progresser notre connaissance (OBRUCHEV, 1932). Elle fut complétée, sur cette espèce, par d'autres descriptions (HEINTZ, 1935; KULCZYCKI, 1957; LELIÈVRE *et al.*, 1981). Mais c'est surtout le travail de MILES (1971) sur *Holonema westolli*, du Frasnien de Gogo (Australie), qui a parfait notre information sur ce genre.

Dans les niveaux du Dévonien moyen, le matériel d'*Holonema* est également abondant mais n'avait pas pour l'instant apporté une information comparable à celle que l'on possède pour les différentes espèces du Frasnien. Quant à la position phylogénétique des Holonématides, elle a été longtemps un sujet de controverses. Tantôt considérés comme le groupe-frère des Phlyctaeniides par DENISON (1978) et YOUNG (1981) et ainsi exclus des Brachythoraci, ils ont été, par contre, considérés comme des Brachythoraci par ORVIG (1969), MILES (1971), GOUJET (1984) et SCHULTZE (1984); c'est cette dernière position que nous adopterons (voir MILES, 1971 : 228). Si aujourd'hui un accord s'est fait sur la position phylogénétique des Holonématides au sein des Brachythoraci (SCHULTZE, 1984 : 364), les avis divergent quant à savoir ce que l'on inclut dans les Holonématides, c'est-à-dire, en fait, comment définir leur monophylie.

Pour tenter de clarifier la phylogénie des Holonématides nous ne prendrons en compte que les formes les mieux connues jusqu'à présent : *Holonema radiatum*, *Holonema westolli*, *Holonema harmae*, *Holonema farrowi* et *Rhenonema eifeliense*. Outre ces formes, la discussion portait sur l'extension possible du groupe à des formes comme *Tiaraspis* et *Groenlandaspis*. Récemment, GOUJET (1984) et SCHULTZE (1984) ont éloigné ces deux genres de la proximité phylogénétique d'*Holonema* en ne les incluant pas dans les Holonématides. SCHULTZE préfère considérer une relation de groupe-frère entre *Tiaraspis* et *Groenlandaspis*; cette position est en accord avec la proposition de YOUNG (1981, fig. 16 B). La définition de la monophylie de ce groupe, proposée par SCHULTZE (1984, fig. 6 B), peut être discutée dans la mesure où les trois apomorphies qu'il retient sont ambiguës. Ainsi l'absence, supposée, des plaques postnasales implique soit une fusion, soit une disparition comme cela a été envisagé chez *Arctolepis* (GOUJET, 1984 : 169). Quant à l'extension postérieure du sillon sensoriel supraorbitaire sur les plaques centrales, elle a également été observée chez *Arctolepis* et ne peut donc être retenue comme apomorphie du groupe *Tiaraspis* plus *Groenlandaspis* (GOUJET, 1984, fig. 80). Le trajet flexueux de la ligne latérale principale sur la plaque dorsolatérale postérieure se retrouve aussi chez *Holonema* mais aussi chez nombre de Brachythoraci primitifs, *Antineosteus* (LELIÈVRE, 1984), *Buchanosteus* (WHITE, 1952), *Taemasosteus* (WHITE, 1978). La principale apomorphie que nous retiendrons pour définir les Groenlandaspididae (incluant *Tiaraspis*) est le contact dans le plan sagittal entre les plaques dorsolatérales antérieure et postérieure droites et gauches, sous la plaque médiane dorsale (GOUJET, 1984 : 251). En définitive, les Groenlandaspides font partie de l'ensemble monophylétique des Phlyctaenii (GOUJET, 1984).

La monophylie des Holonématides peut alors être définie sur les caractères suivants (caractères retenus en partie par MILES, 1971 : 228) :

— le long contact entre les plaques rostrale et sousorbitaire;
— la structure des éléments gnathaux (MILES, 1971; ORVIG, 1980 : 158);
— l'extension postérieure de la fenêtre pectorale;
— la faible longueur des plaques ventrolatérales postérieures par rapport à celle des plaques ventrolatérales antérieures;
— le développement de l'épaississement nuchal postérieur seulement sous les plaques paranuchales; ceci est probablement en relation avec la position latérale de l'articulation dermique chez les Brachythoraci primitifs et peut-être aussi avec la présence de la fosse subnuchale.



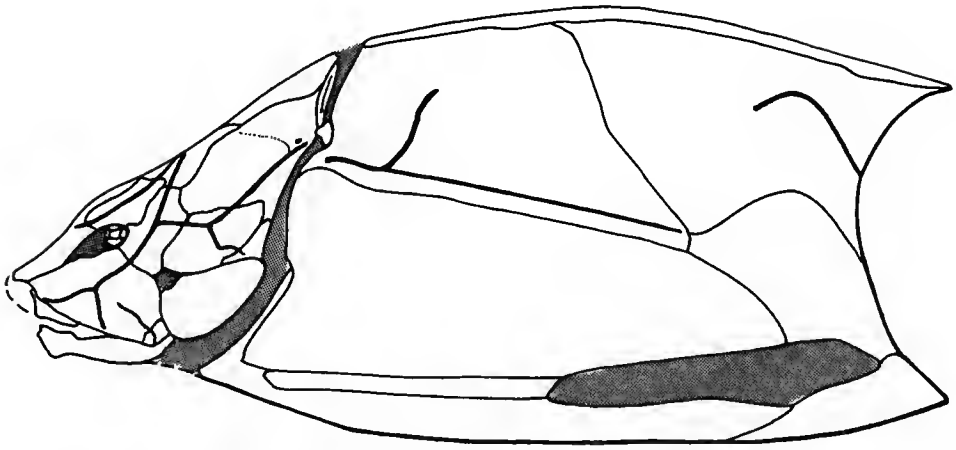


FIG. 10. — A : Reconstitution en vue latérale gauche d'*Holonema radiatum* Obruchev, 1932. Il s'agit d'une reconstitution composite faite à partir du matériel de l'Eifélien d'Espagne et de celui du Frasnien de Hootk, Iran (LELIÈVRE *et al.*, 1981). B : Reconstitution d'*Holonema westolli* Miles, 1971, du Frasnien de Gogo, Australie.

Au sein du genre *Holonema*, il est difficile de dégager des relations de parenté entre les différentes espèces.

Les spécimens d'*Holonema radiatum* d'Espagne et d'Iran partagent avec le matériel-type, fragmentaire, d'Union Soviétique (OBRUCHEV, 1932) au moins quatre caractères dérivés, ce qui justifie leur attribution à cette espèce :

— *Holonema radiatum* partage avec *Deirosteus* l'existence d'une angulation antérieure de la plaque nuchale ;

— *Holonema westolli* se distinguerait par l'existence d'un processus postérieur bifide de la plaque nuchale ;

— *Holonema harmae* se distingue par l'angle droit que forme les bords pectoral et spinal de la plaque ventrolatérale antérieure ;

— *Rhenonema eifeliense* et le spécimen d'*Holonema radiatum* d'Espagne partagent la présence d'une angulation antérieure de la plaque ventrolatérale antérieure nettement marquée.

Les relations de parenté d'*Holonema rugosum* sont obscures dans la mesure où cette espèce est mal définie parce que composite (MILES, 1971 : 206), mais le spécimen-type permet de mettre en évidence le partage avec *Holonema westolli* de la même disposition du recouvrement entre les plaques médianes ventrales antérieure et postérieure.

IV — RÉFLEXIONS SUR LA MÉCANIQUE ET LE RÔLE FONCTIONNEL DE L'ARTICULATION CERVICALE DERMIQUE

(D. G. & H. L.)

MILES (1971 : 176) a formulé quelques hypothèses sur le mode de vie d'*Holonema westolli*. Il prenait en compte notamment l'étroitesse de l'espace nuchal et la disposition des différentes plaques et surfaces liées à l'articulation dermique, le faible angle de rotation potentielle (environ 15°) de celle-ci, de même que la disproportion entre les longueurs du toit crânien et de la cuirasse thoracique comme caractéristiques d'*Holonema*, mais également des Antiarches et particulièrement d'*Asterolepis*. Il attribuait alors à *Holonema* de faibles possibilités de mobilité de la tête par rapport à la cuirasse du tronc.

Sur le spécimen d'*Holonema* d'Oviedo, trouvé en connexion, il apparaît que les observations de MILES doivent être modifiées, surtout en ce qui concerne la région de l'espace nuchal. Sur notre spécimen, en effet, on découvre des surfaces de recouvrement inconnues ou mal définies chez *Holonema westolli*. Il s'agit notamment : du contact médial entre les plaques extrascapulaires ; des contacts entre ces dernières et la plaque médiane dorsale, de chaque côté du processus médian antérieur, absent chez *Holonema westolli* ; de l'ensemble des recouvrements entre les plaques extrascapulaires et les plaques paranuchales et dorsolatérales antérieures qui obturent totalement l'espace nuchal.

Dans ces conditions nous nous sommes posés la question de savoir quel pouvait être le degré de mobilité de cette articulation.

En vue ventrale (pl. I, C), la partie postérieure du toit crânien, en connexion avec la cuirasse thoracique, montre une disposition qui semble particulière aux Brachythoraci

primitifs. Il s'agit du développement de l'épaississement de l'arche nuchale (*posterior consolidated arch* de HEINTZ, 1932) qui, chez ces Brachythoraci, n'est développée que dans la région de la fosse articulaire. En effet, il n'existe pas sous la plaque nuchale d'épaississement comparable à celui que l'on observe chez certains Eubrachythoraci, notamment les Dunkleosteidae chez qui cette épaisseur peut être extrême.

A cette disposition il faut ajouter la présence d'une structure unique à *Holonema* : la fosse subnuchale (fig. 4 A). Celle-ci pourrait être l'homologue des dépressions horizontales décrites chez *Eastmanosteus calliaspis* par DENNIS-BRYAN (1987, fig. 7 A), mais ces dernières sont moins profondes et situées dans une position plus proche du plan médial.

Toutes les surfaces qui participent à l'articulation dermique chez *Holonema* sont composées d'os criblé. Il tapisse la face externe du processus para-articulaire et la face interne du processus obstantique, qui s'articule avec le précédent. Cet os est présent à la surface de la fosse articulaire de la plaque paranuchale et sur le condyle de la plaque dorsolatérale antérieure. Une telle distribution de l'os criblé n'est pas spécifique à *Holonema*, puisqu'on la retrouve non seulement dans l'ensemble des Brachythoraci primitifs, *Antineosteus* (LELIÈVRE, 1984, fig. 6), *Taemasosteus* (WHITE, 1978, pl. 9, fig. C; pl. 10, fig. B, C, D), *Homostius* (HEINTZ, 1934, pl. 5, fig. 2) et *Buchanosteus* (WHITE & TOOMBS, 1972, pl. 7); mais aussi chez les Phlyctaeniides comme *Dicksonosteus* ou *Arctolepis* (GOUJET, 1984). Chez tous ces genres, l'espace nuchal est étroit; *Holonema* est le seul où cet espace est fermé par les plaques extrascapulaires; tous par ailleurs possèdent un condyle et une fosse articulaires allongés.

La présence d'un espace nuchal ouvert a toujours été interprétée comme nécessaire pour que les mouvements éventuels de l'articulation dermique puissent s'effectuer (MILES, 1967). Dans le cas du spécimen d'Oviedo, il semble que les mouvements aient été réduits sinon absents. A ce titre, il ne diffère pas de *Buchanosteus* à propos duquel WHITE (1972 : 395) remarquait : « A curious feature of the joint is that in the only complete associated set, when fitted together there is absolutely no possibility of movement between head and body-armour, even allowing for the articular lining ».

Cette constatation pose problème quant au système de ventilation branchiale des Placodermes. Jusqu'ici, à partir d'un modèle ostéichthyen, MILES (1967) a considéré les mouvements de l'articulation cervicale comme d'une grande importance pour permettre la respiration et la nutrition. Il voyait dans la mobilité de l'articulation cervicale un dispositif correcteur de la rigidité de l'avant de la colonne vertébrale (les Placodermes ont un synarcual) et de la présence d'une armure corporelle en manchon fermé. Si les mouvements relatifs de la tête et du tronc sont impossibles, il faut donc revoir cette hypothèse. Cette révision est d'autant plus d'actualité que l'on sait désormais que, chez les Arthrodires (si ce n'est chez tous les Placodermes), l'hyomandibulaire (réduit à l'épihyal; GOUJET, 1975, 1984) est vestigial et a perdu tout lien articulaire avec le reste des arcs viscéraux, aussi bien l'arc mandibulaire que les arcs branchiaux fonctionnels. Il faut alors envisager un mécanisme d'expansion de la corbeille branchiale d'un autre type que chez les Ostéichthyens car, chez ces derniers, c'est l'hyomandibulaire qui, connecté à l'articulation mandibulaire, est actionné par l'ouverture de la bouche et sert d'intermédiaire dans l'expansion latérale de la corbeille branchiale et les mouvements de l'opercule.

Dans le cas d'*Holonema*, mais aussi de *Buchanosteus* et d'autres formes évoquées par MILES (*Synauchenia*, notamment), il faut admettre que la mobilité de l'articulation cervicale n'est pas une condition nécessaire pour que les fonctions de nutrition et de respiration soient

assurées. Il faut aussi admettre que le modèle ostéichthyen, auquel il a été fait référence pour expliquer la mécanique de la corbeille branchiale, ne peut être transposé aux Placodermes sans de sérieuses réserves. Les explications de MILES doivent être revues : n'oublions pas que l'on ne connaît pour l'heure, chez les Placodermes, aucune corbeille branchiale complète ou suffisamment bien conservée pour que l'on puisse en tirer une quelconque information directe.

En ce qui concerne les mouvements operculaires, plusieurs cas de figure se présentent. Pour *Holonema*, on peut considérer que la perte de mobilité de l'articulation cervicale n'a pas d'influence sur ces derniers : la plaque submarginale — l'opercule fonctionnel — est grande, très mobile par rapport aux autres plaques de la joue. Sa mobilité pourrait être interprétée comme une compensation au blocage de l'articulation cervicale. Cette explication ne peut pas être généralisée aux autres formes évoquées ci-dessus : en effet, chez *Buchanosteus* comme chez *Synauchenia*, la plaque « operculaire » étroite et allongée chez le premier, large chez le second, est solidaire des plaques adjacentes. Dans ces deux cas, il est nécessaire d'invoquer un mécanisme de nutrition et de respiration différent du modèle ostéichthyen auquel se sont référés les auteurs dont YOUNG (1986), mais, pour l'heure, les données disponibles sur la corbeille branchiale des Placodermes nous obligent à rester au plan de l'hypothèse.

Un point demeure cependant acquis par notre étude : la présence d'une articulation cranio-thoracique dermique et le fort développement du condyle et de la fossette correspondante ne sont pas corrélés à la capacité de mouvement de cette structure. L'articulation cranio-thoracique dermique des Placodermes ne peut être expliquée purement et simplement en termes d'adaptation fonctionnelle. Nous sommes conduits à admettre qu'elle correspond à un trait structural du groupe, phylogénétiquement significatif mais fonctionnellement plus énigmatique.

CONCLUSIONS

Notre information sur le genre *Holonema* est complétée par la description de ce spécimen du Dévonien moyen d'Espagne. C'est pour l'instant la forme la mieux connue dans des niveaux de cet âge. Le bon état de conservation de ce spécimen nous a permis de préciser la position des plaques extrascapulaires par rapport aux cuirasses céphalique et thoracique. La présence d'un processus antérieur médian de la plaque médiane dorsale sur lequel MILES émettait un doute est maintenant démontrée. De plus, l'identification des écailles d'*Holonema radiatum* est maintenant définitivement établie ; il semblerait (G. YOUNG, comm. pers.) que de nouveaux spécimens d'*Holonema westolli* récoltés récemment à Gogo (Australie) présentent la même squamation.

Remerciements

Les Ostracodes ont été déterminés par H. GROSS-UFFENORDE. Nous tenons à remercier M. MONTESINOS-LOPEZ pour la communication de documents non encore publiés.

Les photographies ont été réalisées par D. SERRETTE (URA 12 CNRS), celles des écailles par S. LAROCHE (URA 12 CNRS).

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

ALBERTI, G. K. B, 1979. — Zur Dacryoconariden (Tentaculiten) Chronologie des herzynischen Unter — und — Mittel-Devons. *Senckenberg. leth.*, **60** : 223-241.

ARBIZU, M., J. L. GARCIA-ALCALDE, F. SOTO & J. TRUYOLS, 1974. — Nota sobre la fauna ictiologica del devonico cantabrico. *Breviora geol. astúr.*, **18** : 28-32.

BLIECK, A., 1982. — Les grandes lignes de la biogéographie des Hétérostracés du Silurien supérieur — Dévonien inférieur dans le domaine Nord-atlantique. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol.,Palaeoecol.*, **38** : 283-316.

BLIECK, A., R. GOLSHANI, D. GOUJET, A. HAMDI, P. JANVIER, E. MARK-KURIK & M. MARTIN, 1980. — A new vertebrate locality in the Eifelian of the Khush-Yeilagh Formation, Eastern Alborz, Iran. *Palaeovertebrata*, **9** : 133-154.

COMTE, P., 1959. — Recherches sur les terrains anciens de la cordillère cantabrique. *Mems Inst. geol. Min. Esp.*, **60** : 1-440.

DENISON, R. H., 1978. — Placodermi. *In* : H. P. SCHULTZE Ed., Handbook of Paleoichthyology. Vol. 2, Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

DENNIS-BRYAN, K., 1987. — A new species of eastmanosteid arthrodire (Pisces : Placodermi) from Gogo, Western Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, **90** : 1-64.

FRANKENFELD, H., 1984. — El mantode Monto Arauz : interpretacion estructural de la region del Pisuerga-Carrion (Zona cantabrica, NW de Espana). *Trab. Geol.*, **13** : 37-47.

GOUJET, D., 1975. — *Dicksonosteus*, un nouvel arthrodire du Dévonien du Spitsberg; remarques sur le squelette viscéral des Dolichothoraci. *In* : LEHMAN J.-P. (ed.) : Problèmes actuels de Paléontologie : Évolution des Vertébrés. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **218** : 81-99.

— 1984. — Les poissons Placodermes du Spitsberg. Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay. *Cah. Paléont.*, Paris, 284 p.

GROSS, W., 1933. — Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. *Abh. preuss. geol. Landesanst, n. f.*, **154** : 1-83.

HEINTZ, A., 1932. — The structure of *Dinichthys*. A contribution to our knowledge of Arthrodira. *Mem. am. Mus. nat. Hist.*, Bashford Dean, Vol. Art. 4 : 115-224.

— 1934. — Revision of the Esthonian Arthrodira Part 1. Family Homosteidae Jaekel. *Ark. Naturkd. Estlands*, Tartu, **10** (4) : 1-114.

— 1935. — *Holonema* Reste aus dem Devon Spitsbergens. *Norsk geol. Tidsskr.*, **15** : 115-121.

HENN, A. H., 1984. — Die palentinische Faziesentwicklung im Devon des Kantabrischen Gebirges. *Z. dt. geol. Ges.*, **135** : 131-147.

— 1985. — Biostratigraphie und Fazies des hohen Unter-Devon bis tiefen Ober-Devon der Provinz Palencia, Kantabrisches Gebirge, N-Spanien. *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, Göttingen, **26** : 100 p.

HENN, A. H., & H. JANKHE, 1984. — Die palentinische Faziesentwicklung im Devon des Kantabrischen Gebirges. *Z. dt. geol. Ges.*, **135** : 131-147.

HOUSE, M. R., 1979. — Biostratigraphy of Early Ammonoïdea. *Proc. Yorks. geol. Soc.*, **40** : 233-288.

HUSSAKOF, L., & W. L. BRYANT, 1918. — Catalog of the fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Natural Sciences. *Bull. Buffalo Soc. nat. Sci.*, **12** : 1-198.

JAHNKE, H., A. HENN, H. MADER & J. SCHEINBERGER, 1983. — Silur und Devon im Arauz Gebiet (Prov. Palencia, N-Spanien). *Newsl. Stratigr.*, **13** : 40-66.

JANVIER, P., 1974. — Preliminary report on Late Devonian Fishes from Central and Eastern Iran. *Rep. geol. Surv. Iran*, **31** : 5-47.

JULIVERT, M., 1971. — Decollement tectonics in the Hercynian Cordillera of NW Spain. *Am. J. Sci.*, **270** : 1-29.

KOSSMAT, F., 1927. — Gliederung des varistischen Gebirgsbaues. *Abh. sächs. geol. Landesamts*, **1** : 1-39.

KULCZYCKI, J., 1957. — Upper Devonian fishes from the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta paleont. pol.*, **2** (4) : 285-380.

KULLMANN, J., 1960. — Die Ammonoidea des Devon im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien). *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, **7** : 1-105.

— 1965. — Rugose Korallen der Cephalopodenfazies und ihre Verbreitung im Devon des südöstlichen Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *Abh. math. naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, **2** : 1-168.

LELIÈVRE, H., 1984. — *Antineosteus lehmani* n. g., n. sp., nouveau brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. *Annls Paléont.*, **70** (2) : 115-158.

LELIÈVRE, H., D. GOUJET & P. MORZADEC, 1983. — Les poissons du Frasnien (Dévonien supérieur) de Traonliors en Plougastel-Daoulas (Bretagne Occidentale). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, (C), **15** (1) : 75-83.

LELIÈVRE, H., P. JANVIER & D. GOUJET, 1981. — Les Vertébrés dévoniens d'Iran Central. IV : Arthrodires et Ptyctodontes. *Geobios*, **14** (6) : 677-709.

LOTZE, F., 1945. — Zur Gliederung der Varisziden der Iberischen Meseta. *Geotekt. Forsch.*, **6** : 78-92.

MAAS, K., & A. C. VAN GINKEL, 1983. — Variscan olistostrome deposition and sedimentary nappe emplacement, Valdeon area, Cantabrian Moutains, Spain. *Leid. geol. Meded.*, **52** : 341-381.

MARK-KURIK, E., 1953. — The genus *Holonema* from Middle Devonian of Estonia S.S.R. *Loodusuur. Seltsi Juubelikoguteos*, 1853-1953 : 382-396.

MARQUINEZ, J., & A. MARCOS, 1984. — La estructura de la unidad del Gildar-Monto (cordillera Cantabrica). *Trab. Geol.*, **14** : 53-64.

MILES, R. S., 1967. — The cervical joint and some aspects of the origin of the Placodermi. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, **163** : 49-71.

— 1971. — The Holonematidae (Placoderm fishes), a review based on new specimens of *Holonema* from the Upper Devonian of Western Australia. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B Biol., **263**, n° 849 : 101-234.

MILES, R. S., & K. DENNIS, 1979*a*. — A primitive eubrachythoracid arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. Jl. Linn. Soc.*, **66** : 31-62.

MONTESINOS LOPEZ, R., *Sous presse*. — Anarcestina (Ammonoidea) del Devonico Palentino (N. España).

NEWBERRY, J. A., 1889. — The Paleozoic fishes of North America. *Monogr. U. S. geol. Surv.*, **16** : 228 p.

OBRUTCHEV, D., 1932. — Holonemidae des russischen Devons. *Trav. Inst. paléozool. Acad. Sci. U.R.S.S.*, **2** : 97-115.

ORVIG, T., 1969. — A new brachythoracid arthrodire from the Devonian of Dickson Land, Vestspitsbergen. *Lethaia*, **2** : 261-271.

— 1980. — Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 3. Structure and growth of the gnathalia of certain arthrodires. *Zool. Scr.*, **9** : 141-159.

SCHULTZE, H. P., 1984. — The head shield of *Tiaraspis subtilis* (Gross), Pisces Arthrodira. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **107** (3) : 355-365.

VAN ADRICHEM BOOGAERT, H. A., 1967. — Devonian and Lower Carboniferous conodonts of the Cantabrian Mountains (Spain) and their stratigraphic application. *Leid. geol. Meded.*, **39** : 127-192.

WEDDIGE, K., 1977. — Conodonten der Eifel-Stufe im Typusgebiet und in benachbarten Faziesgebieten. *Senckenberg. leth.*, **58** : 271-419.

WHITE, E. I., 1952. — Australian arthrodires. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), **1** (9) : 249-304.

— 1978. — The larger arthrodiran fishes from the area of the Burrinjuck Dam. *N.S.W. Trans. zool. Soc. Lond.*, **3** : 149-262.

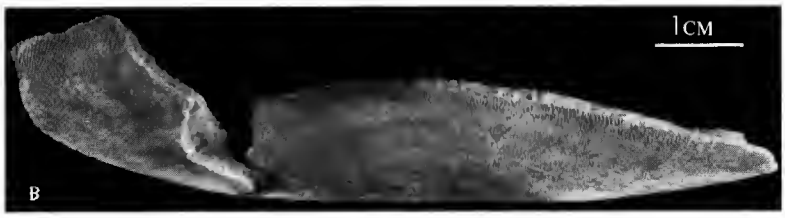
WHITE, E. I., & H. A. TOOMBS, 1972. — The buchanosteid arthrodires of Australia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), **22** (5) : 379-419.

YOUNG, G. C., 1981. — New Early Devonian brachythoracids (placoderm fishes) from the Taemas-Wee Jasper region of New South Wales. *Alcheringa*, **5** : 245-271.

— 1986. — The relationships of placoderm fishes. *Z. Jl. Linn. Soc.*, **88** : 1-57.

PLANCHE I

Holonema radiatum Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne. Cuirasses crânienne et/ou thoracique en position naturelle : A, en vue dorsale; B, en vue latérale droite; C, en vue viscérale. Ces trois photographies sont celles des moulages en résine des spécimens originaux.



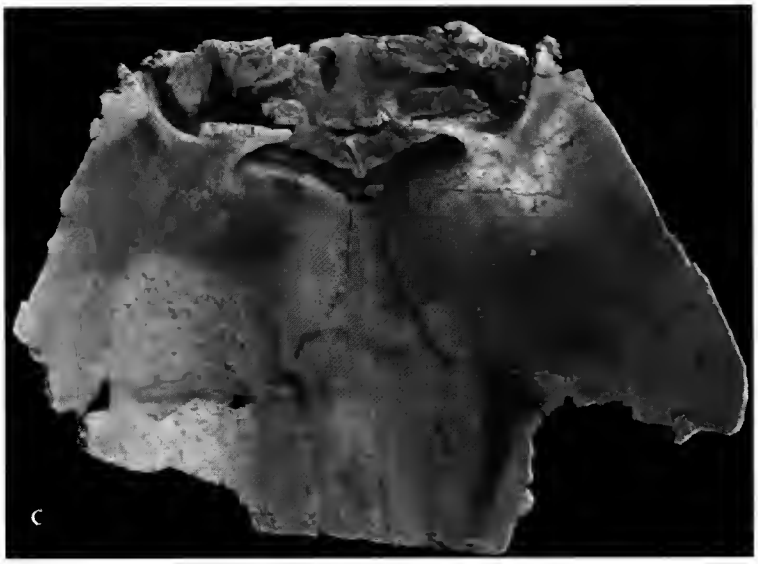


PLANCHE I

PLANCHE II

Holonema radiatum Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne.

Plaque dorsolatérale antérieure droite : A, vue externe; B, vue antérieure; C, vue viscérale.
Plaque nuchale : D, en vue externe; E, en vue viscérale.
Plaque paranuchale gauche : F, en vue externe; G, en vue viscérale.
H : Spécimen de Las Verdes avant préparation à l'acide formique.

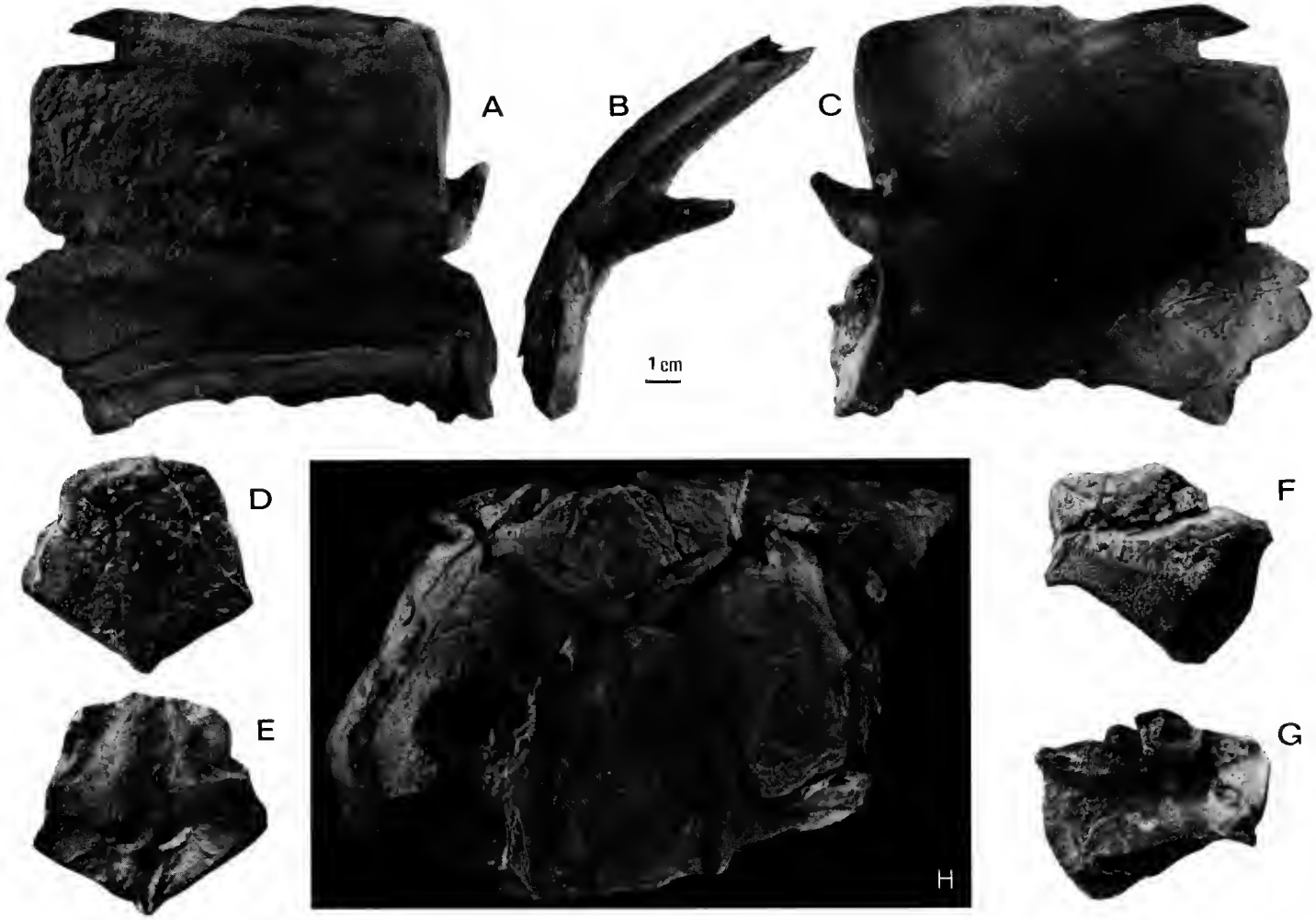


PLANCHE II

PLANCHE III

Holonema radiatum Obruchev, 1932, Eifélien de Las Verdes, Espagne.

Plaque médiane dorsale : A, en vue externe; B, en vue viscérale.

Plaque médiane ventrale postérieure (C) en vue externe.

Plaque ventrolatérale antérieure (D) en vue externe.

Plaque ventrolatérale postérieure (E) en vue externe.

Plaques extrascapulaires : F, F1, plaque gauche avec son élément surnuméraire respectivement en vues externe et viscérale; G, G1, plaque droite respectivement en vues viscérale et externe.

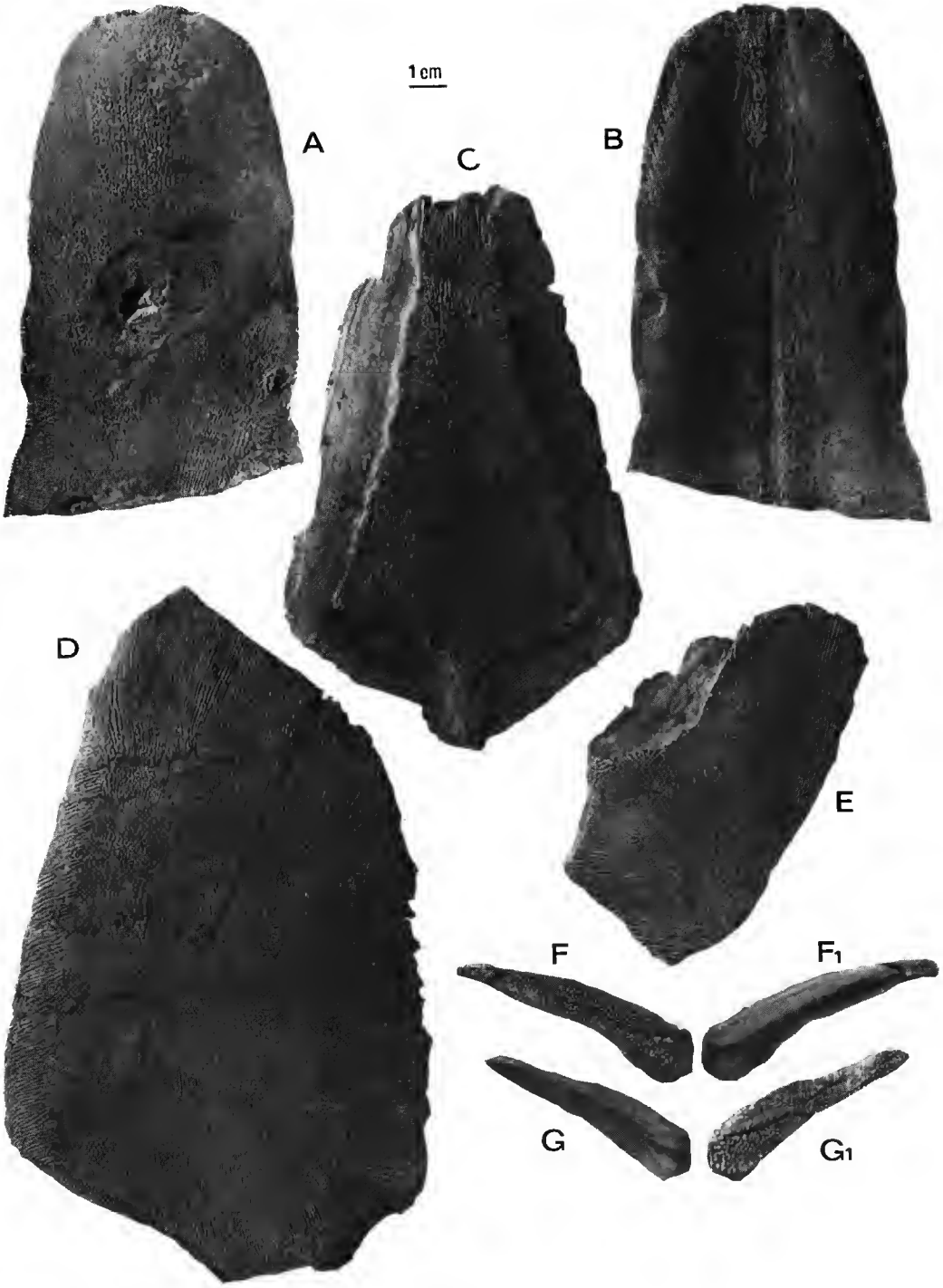
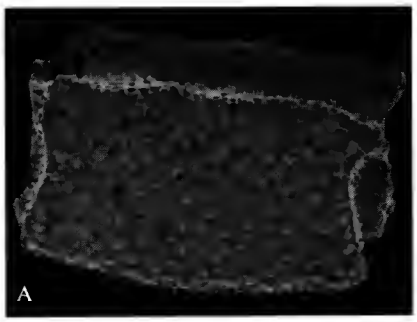


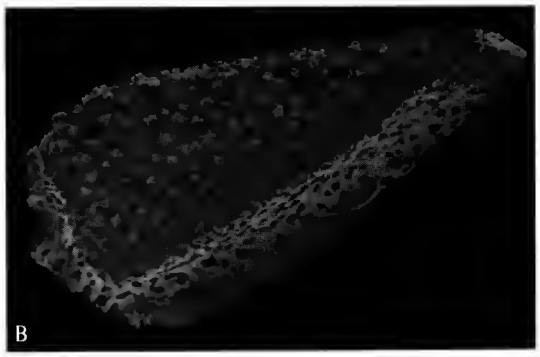
PLANCHE III

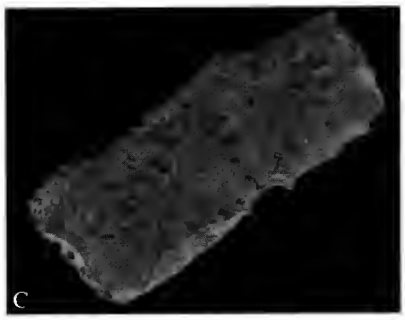
PLANCHE IV

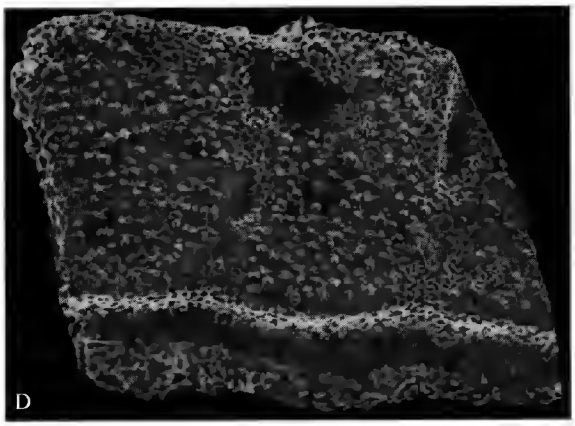
Écailles d'*Holonema radiatum* Obruchev, 1932. Ces écailles étaient autrefois décrites sous le nom d'*Artenolepis golshanii* Janvier, 1974.

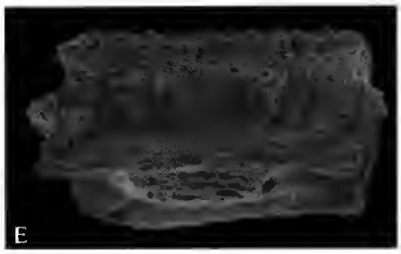
A, B : Vue coronale.
C : Vue basale de deux écailles associées.
D : Groupe d'écailles en vue coronale.
E : Écaille en vue latérale.
F : Groupe de cinq écailles en vue coronale.
G : Écaille en vue basale.
H : Écaille en vue coronale, avec zone de recouvrement.







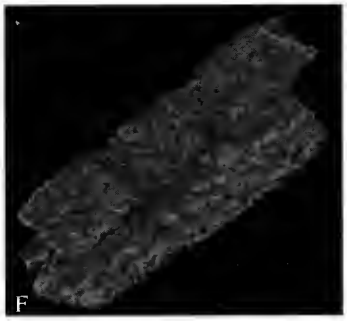


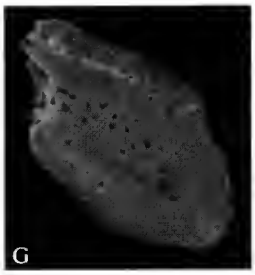


1mm D,F

1mm A,B,C,G,H

1mm E





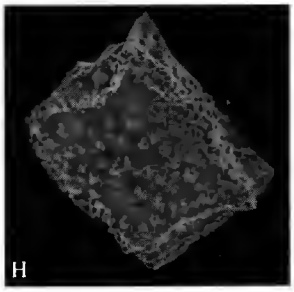


PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 1 : 85-88.

Reconnaissance formelle d'une nouvelle espèce d'*Haramiya* dans l'hypodigme français des Haramiyidae (Mammalia, Allotheria)

par Denise SIGOGNEAU-RUSSELL

Résumé. — L'espèce du genre *Haramiya* dominante dans le gisement français de Saint-Nicolas-de-Port, *H. butleri* sp. nov., est distinguée de celles du Lias d'Angleterre sur la base de la taille et de la morphologie des dents.

Abstract. — The dominant species of the genus *Haramiya* in the French locality of Saint-Nicolas-de-Port (Rhaetic), *Haramiya butleri* nov. sp., is distinguished from those of the British Liassic on the basis of tooth size and morphology.

D. SIGOGNEAU-RUSSELL, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Dans un récent travail (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989), j'ai analysé les dents isolées d'Haramiyidae provenant du gisement français de Saint-Nicolas-de-Port (Meurthe-et-Moselle) et j'ai fait remarquer que celles correspondant à la définition d'*Haramiya* Simpson, 1947, différaient apparemment de celles des espèces britanniques [*Haramiya moorei* (Owen, 1871), *Haramiya fissurae* (Simpson, 1928)], par leur taille plus petite et leur morphologie. Ayant eu récemment l'occasion d'examiner directement le type d'*Haramiya moorei* et les deux spécimens d'*Haramiya fissurae* (le troisième échantillon mentionné par SIMPSON, 1928, ne semble pas en fait appartenir à ce taxon), j'ai été tout à fait convaincue que la forme dominante du genre *Haramiya* du gisement de Saint-Nicolas devait être distinguée spécifiquement.

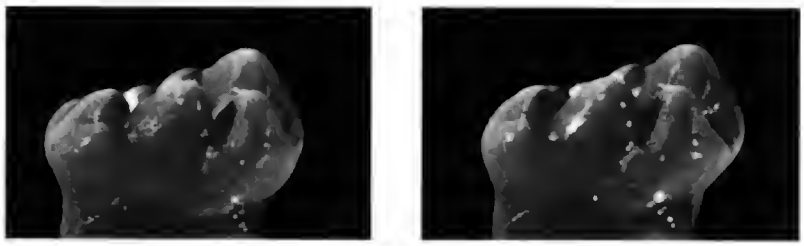


FIG. 1. — *Haramiya butleri*, spécimen-type, MNHN SNP 641. Molaire ? supérieure ? droite, vue latérale (rangée A) × 20. Stéréophotographie D. SERRETTE, URA 12 CNRS.

ALLOTHERIA Marsh, 1880

MULTITUBERCULATA Cope, 1884

HARAMIYOIDEA Hahn, 1973

HARAMIYIDAE Simpson, 1947

HARAMIYA Simpson, 1947

(= *Microlestes* Plieninger, 1867; = *Microcleptes* Simpson, 1928)

Haramiya butleri sp. nov.

HOLOTYPE : MNHN SNP 641, molaire ?supérieure ?droite, SIGOGNEAU-RUSSELL (1989, fig. 25). Long. : 1,74 mm; La : 1,47 mm.

SPÉCIMENS ATTRIBUÉS : SNP 44, 62, 105, 350, 488, 660, 661, 671, 704?, 706, 707.

Il est évident que la plupart des dents décrites dans le travail cité ci-dessus sous la dénomination *Haramiya* I bis et probablement aussi *Haramiya* II doivent appartenir à cette espèce. Cependant il paraît prématuré de les inclure dans l'hypodigme tant que nous ignorons leur position sur la mâchoire.

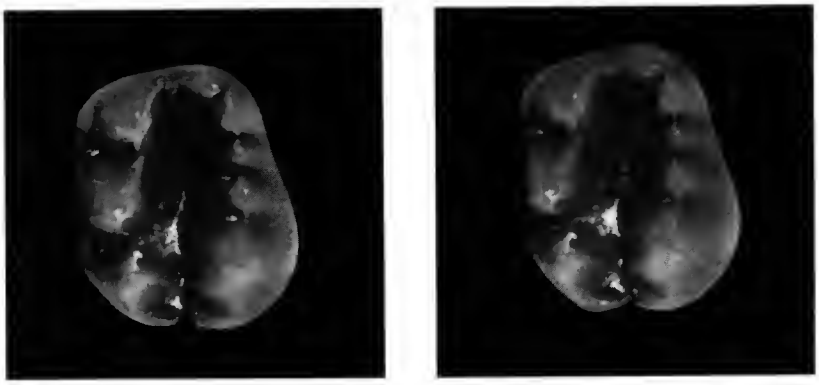


FIG. 2. — *Haramiya butleri*, spécimen-type, MNHN SNP 641. Molaire ?supérieure ?droite, vue occlusale × 20. Stéréophotographie D. SERRETTE, URA 12 CNRS.

LOCALITÉ-TYPE : Carrière de Saint-Nicolas-de-Port, commune de Rosières-aux-Salines, Meurthe-et-Moselle, France.

ÂGE ET DISTRIBUTION : Trias terminal ou Rhétien inférieur.

ÉTYMOLOGIE : Nommée en l'honneur du Dr. P. M. BUTLER, en reconnaissance de son propre travail — encore inédit — sur l'occlusion dentaire des Haramiyidés, et en réponse à son insistance pour que soit nommée cette espèce.

DIAGNOSE

Longueur des molaires égale ou inférieure à 2 mm (*Haramiya moorei* supérieure à 2 mm). Tubercule accessoire postérieur b présent ou absent. Bassin médian plus large que chez *H. moorei*. Tubercules A1, A2 et A3 subégaux comme chez *H. moorei* mais plus profondément séparés les uns des autres. Une incisure sépare les deux rangées à l'extrémité interprétée comme antérieure (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989). Taille proche de celle de *H. fissurae*, mais tubercule B1 non décalé médianement comme dans cette espèce. Tubercules accessoires fréquents sur la face externe de la rangée A.

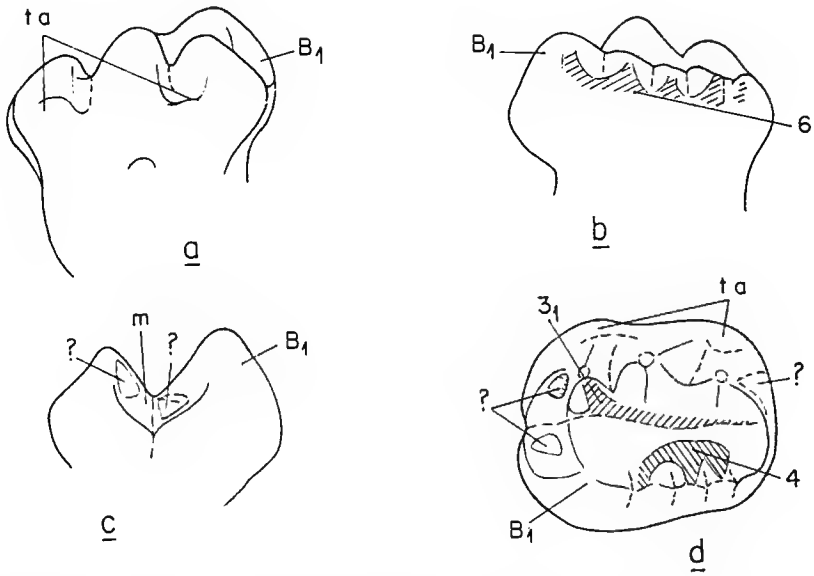


FIG. 3. — *Haramiya butleri*, spécimen-type, MNHN SNP 641 : *a*, vue latérale, côté A ; *b*, vue latérale, côté B ; *c*, vue antérieure ; *d*, vue occlusale ; t a, tubercules accessoires. × 18 env.

DISCUSSION

Quelques dents de Saint-Nicolas-de-Port (notamment SNP Ma7) correspondent certainement à *H. moorei*, tandis qu'aucune ne semble pouvoir être classée dans *H. fissurae*.

Naturellement, s'il peut être prouvé que les dents dénommées *Thomasia* représentent bien les dents inférieures d'*Haramiya*, comme le pense le Dr. BUTLER (*comm. pers.*, 1988) et comme je l'ai moi-même proposé (1989), une nouvelle diagnose générique devra être élaborée. Le but de cette note était simplement d'isoler l'espèce dominante de Saint-Nicolas des formes britanniques, qu'elle semble précéder légèrement dans le temps.

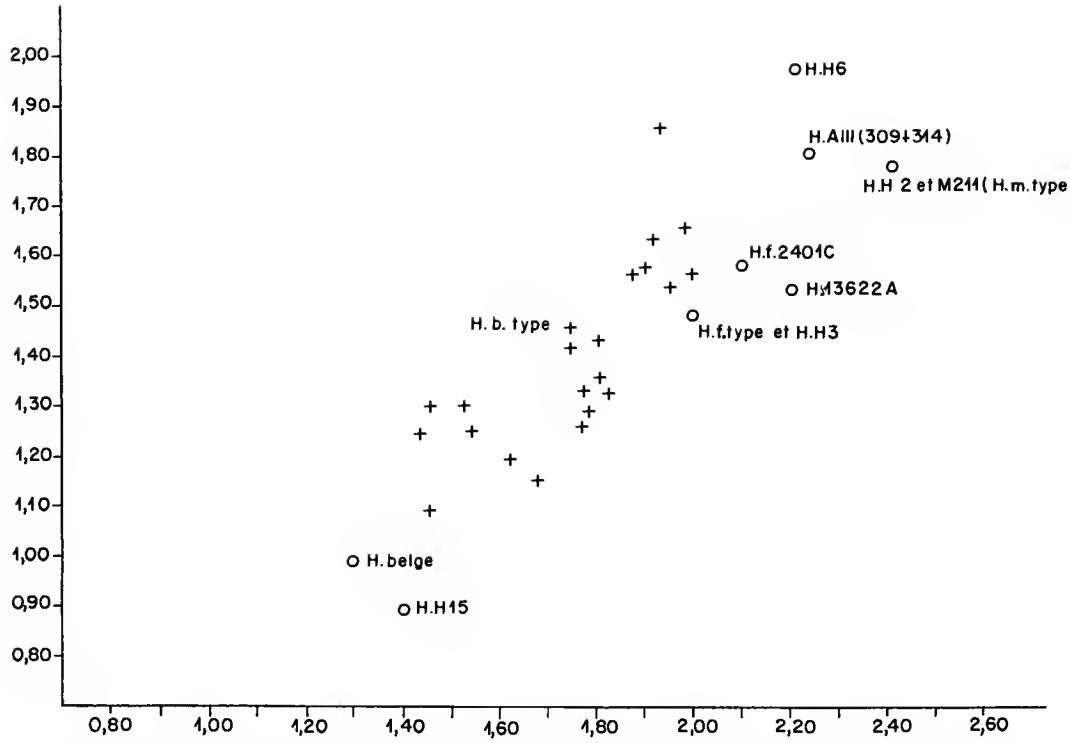


FIG. 4. — Diagramme de dispersion des dents dites *Haramiya* I et *Haramiya* II, avec la position relative des différents spécimens-types. Les spécimens français sont représentés par une +. D'après SIGOGNEAU-RUSSELL 1989, modifié. En abscisse, la longueur; en ordonnée, la largeur. H. = *Haramiya*; H. b. = *H. butleri*; H. f. = *H. fissurae*; H. m. = *H. moorei*; H^n = spécimens du British Museum; H. AIII = spécimen du Paläontologisches Institut, Zurich.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

OWEN, R., 1871. — Monograph of British Mesozoic Mammals. *Paleontogr. Soc.*, **24** : 1-114.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1989, — Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) en provenance du Trias supérieur de Lorraine (France). *Paleontographica*, **206** : 137-198.

SIMPSON, G. G., 1928. — A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum, London. Oxford University Press : 215 p.

— 1947. — *Haramiya*, new name, replacing *Microcleptes* Simpson 1928. *J. Paleont.*, **21** : 497.

Achevé d'imprimer le 2 août 1990.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1989 a été diffusé le 23 mai 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.